

Efectos de la composición de grupos funcionales sobre la invasión de especies exóticas y su impacto en pastizales de la Pampa Deprimida

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

María Grisel Longo
Licenciada en Planificación y Diseño del Paisaje 2004
Universidad de Buenos Aires

Lugar de trabajo
IFEVA-Departamento de Recursos Naturales y Ambiente
Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

DIRECTOR

Enrique José Chaneton
Licenciado en Biología (Universidad C.A.E.C.E.)
Magister Scientiae (U.B.A.)
Doctor of Philosophy Imperial College, U.K.
Profesor Adjunto de la Universidad de Buenos Aires

CONSEJERA DE ESTUDIOS

Susana Beatriz Perelman
Ingeniera Agrónoma (U.B.A.)
Magister Scientiae (U.B.A.)
Profesora Titular de la Universidad de Buenos Aires

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Enrique José Chaneton

Licenciado en Biología (Universidad C.A.E.C.E.)
Doctor of Philosophy (University of London)

JURADO

Marcelo Cabido

Licenciado en Biología (Universidad Nacional de Córdoba)
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

JURADO

Lohengrin Alexis Cavieres

Licenciado en Biología (Universidad de Chile)
Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad de Chile)

JURADO

Martín Andrés Nuñez

Licenciado en Biología (Universidad Nacional del Comahue)
Doctor of Philosophy (University of Tennessee)

*A mis sobrinos, por invitarme a jugar en su mundo.
A mis hermanos.
A quienes usan la información científica
para mejorar la educación y generar una sociedad más justa.*

AGRADECIMIENTOS:

A la vida por las casualidades y las causalidades que me llevaron a trabajar con Chane, Susana y Rolando.

A ellos por enseñarme, guiarme y acompañarme con cariño y sabiduría durante todo el proceso.

A mi compañero de viaje, Juan Manuel, por su dulzura, su alegría, su música y su cocina.

A Pato, Esteban, Lu, Tincho, Juan, Pedro, Vicky, Tomy y Sole, por generar un ambiente de trabajo divertido y rico, y también por enseñarme estadística y ecología. A Pedrito, Matilde, Facundo y Lucas por traer la magia de la vida a la oficina.

Gracias a Rolando, Martín Aguiar y Silvia Burkart por apreciar y fomentar mi interés en la ecología.

A mi familia de Mendoza y a la heterogeneidad del paisaje mendocino. A mis primos por compartir tantos sándwiches de tomate y sal, y por su afecto de siempre.

A mi familia, la de acá. A mis hermanos y a Ile por su apoyo incondicional. A la familia de la facultad, como dice Willy, y a él, por sus enseñanzas y su amor a la docencia. A Rolando por todas las charlas divertidas e interesantísimas que sigo disfrutando. A mi madre, por su amor de madre.

A Juli, Vero, Mery, Fiona, Pato, Ade, Marina, Pablo, Uchi, Togne, Lau, Ula, Gabriel, Adrián, Gaby, Andrea M., Mandy, Geno, Fer, Esteban, Oggi, Pame, Pedro y Luis, por acompañarme en distintas instancias, o en todas.

A todos los que me ayudaron en el campo de las Chilcas, en el campito del ifeva y en el laboratorio. Chane - Togne - Rolando - Luis Millapán - Camilo - Mendo - Javi - Adriana - Juanma - Seba Vangeli - Esteban Maestriperi - Wally - Juan Carlos - Roberto Ceci - Seba Aguiar - Tincho.

A la familia Bordeau por prestarnos su espacio y a la Sociedad Rural de Pila por recibirnos.

A los músicos por la música que disfruté mientras trabajaba en esta tesis. Anibal Troilo, Orquesta Fernández Fierro, Bob Marley, Manu Chao, Freddy Mercury, Charles Parker, Mercedes Sosa, Jorge Drexler, The Rolling Stones, Ray Charles, The Beatles, Casuarina, entre otros.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

M. Grisel Longo

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Longo G., G.S. Tristram, L.A. Garibaldi, P.M. Tognetti and E.J. Chaneton. 2013. Functional group dominance and identity effects influence the magnitude of grassland invasion. *Journal of Ecology*, **101**:1114-1124.

ÍNDICE GENERAL

PORTADA	i
COMITÉ CONSEJERO Y JURADOS DE TESIS	ii
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iii
DECLARACIÓN	iv
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	v
ÍNDICE GENERAL	vi
ÍNDICE DE TABLAS	viii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1. Las invasiones biológicas como problema global	2
1.2. Rasgos de las especies invasoras	3
1.3. Resistencia de la comunidad a la invasión	3
1.4. Impacto ecológico de las invasiones	6
1.5. Enfoques metodológicos en el estudio de invasiones	8
1.6. Invasiones biológicas en pastizales pampeanos	10
1.7. Objetivos de la tesis	11
1.8. Estructura de la tesis	12

CAPÍTULO II

EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES SOBRE LA INVASIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS EN UN PASTIZAL NATURAL

2.1. INTRODUCCIÓN	16
2.2. MÉTODOS	18
2.2.1. Sitio de estudio	18
2.2.2. Diseño experimental	19
2.2.3. Análisis de datos	21
2.3. RESULTADOS	23
2.3.1. Efectos de remoción sobre la biomasa aérea de la comunidad	23
2.3.2. Dinámica de la comunidad	23
2.3.3. Efectos sobre los grupos funcionales nativos	29
2.3.4. Efectos sobre los grupos funcionales exóticos	29
2.3.5. Efectos de la remoción de formas de vida	34
2.3.6. Resiliencia de la comunidad posterior a las remociones	36
2.4. DISCUSIÓN	37
2.4.1. Efectos de dominancia y de identidad sobre la invasión	37
2.4.2. Respuesta diferencial de los grupos de plantas exóticas	39
2.4.3. Pérdida de grupos funcionales, invasión y dinámica de la comunidad	40

CAPÍTULO III

EFECTOS DE LA COMPOSICIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y LA DEFOLIACIÓN
SOBRE LA INVASIÓN DE MICROCOSMOS DE PASTIZAL

3.1. INTRODUCCIÓN	44
3.2. MÉTODOS	47
3.2.1. Especies exóticas estudiadas	47
3.2.2. Diseño experimental	49
3.2.3. Caracterización de las comunidades	52
3.2.4. Evaluación de la magnitud de invasión	53
3.3. RESULTADOS	54
3.3.1. Caracterización inicial de las comunidades	54
3.3.2. Resistencia a la invasión	55
3.4. DISCUSIÓN	59
3.4.1. Efecto de la composición funcional	59
3.4.2. Diversidad funcional y resistencia a la invasión	60
3.4.3. Efecto de la intensidad de corte sobre la resistencia a la invasión	62
3.4.4. Conclusiones	63

CAPÍTULO IV

IMPACTO DE LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS SOBRE LA
COMUNIDAD NATIVA Y LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN MICROCOSMOS DE
PASTIZAL

4.1. INTRODUCCIÓN	66
4.2. MÉTODOS	69
4.2.1. Diseño experimental	69
4.2.2. Caracterización de las comunidades	71
4.2.3. Impacto de la invasión	71
4.3. RESULTADOS	73
4.3.1. Impactos sobre la Biomasa de la comunidad	73
4.3.2. Cambios en el IVN de la comunidad	76
4.3.3. Cambios en la disponibilidad de recursos	78
4.4. DISCUSIÓN	80
4.4.1. Impacto sobre los grupos funcionales nativos	80
4.4.2. Impacto sobre la PPNA de la comunidad	82
4.4.3. Efectos de la diversidad funcional de la comunidad	82
4.4.4. Impacto sobre el IVN de la comunidad	83
4.4.5. Conclusiones	84

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

5.1. Rol de la composición de grupos funcionales	86
5.2. Interacciones entre grupos funcionales	88

5.3. Rol de los disturbios en la invasión de comunidades	89
5.4. Impactos de la invasión	90
5.5. Ecología de invasiones en pastizales de la Pampa Deprimida	92
5.6. Conclusiones generales	94
Bibliografía	97

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO II

Tabla 2.1. ANOVA de medidas repetidas (A) y por fecha (B) para los efectos de remoción de biomasa selectiva y aleatoria sobre la biomasa aérea total, y la de los grupos funcionales nativos y exóticos durante el período de remoción (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio (2007).	24
Tabla 2.2. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre la biomasa aérea total de la comunidad durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbios (2007).	26
Tabla 2.3. Contribución de especies nativas y exóticas sobre los primeros dos ejes del escalamiento multidimensional. Los valores corresponden al coeficiente de correlación de Pearson entre la biomasa de la especie y el valor de la muestra en cada eje de ordenamiento (NMS 1 y 2).	28
Tabla 2.4. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre los grupos funcionales nativos, durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio (2007).	30
Tabla 2.5. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre los grupos funcionales exóticos, durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio (2007).	32

CAPÍTULO III

Tabla 3.1. Especies de gramíneas nativas utilizadas en el experimento.	51
Tabla 3.2. Análisis de varianza del número de plántulas establecidas durante el primer año del experimento.	56
Tabla 3.3. Análisis de varianza de la biomasa aérea producida por <i>Lolium</i> y <i>Lotus</i> durante el primer año del experimento	57

CAPÍTULO IV

Tabla 4.1. ANOVA de la biomasa acumulada durante el primer año de	73
---	----

crecimiento (junio 2010-junio 2011).

Tabla 4.2. Regresión lineal simple entre la biomasa acumulada de nativas, de las inflorescencias o de toda la comunidad (incluyendo exótica) y la magnitud de invasión.	75
Tabla 4.3. ANOVA con medidas repetidas en el tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) de las comunidades experimentales.	77
Tabla 4.4. ANOVA de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) interceptada por el canopy de las comunidades en octubre de 2010 y marzo de 2011.	77
Tabla 4.5. ANOVA para el contenido de carbono orgánico y la disponibilidad de nutrientes del suelo en las comunidades invadidas.	79

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Fig. 1.1. Fenología de los grupos funcionales nativos más abundantes en el Pastizal pampeano, y de las principales especies exóticas.	11
---	----

CAPÍTULO II

Fig. 2.1. Biomasa total de la comunidad (viva + muerta) en los tratamientos de remoción de grupos funcionales (a) dominante, (b) subordinados, y (c) raros.	25
Fig. 2.2. Escalamiento multidimensional (NMS) de los tratamientos de remoción y el control a lo largo del período experimental.	27
Fig. 2.3. Biomasa de los pastos nativos de verano (a–c), pastos nativos de invierno (d–f) y dicotiledóneas nativas (g–i), a partir de la remoción de los grupos dominante (a, d, g), subordinados (b, e, h) y raros (c, f, i).	31
Fig. 2.4. Biomasa de pastos exóticos (a–c) y dicotiledóneas exóticas (d–f) en los tratamientos de remoción de grupos funcionales dominante (a, d), subordinados (b, e) y raros (c, f).	33
Fig. 2.5. Comparación del tamaño de los efectos (LRR) generados por la remoción selectiva de cada grupo funcional sobre la biomasa de dicotiledóneas exóticas, luego de 3 y 4 años de manipulación (2004–2005 respectivamente).	34
Fig. 2.6. Biomasa de dicotiledóneas exóticas (a) y pastos exóticos (b) generada por la remoción de todos los pastos y todas las dicotiledóneas, respectivamente.	35
Fig. 2.7. Promedio de la biomasa aérea de cada grupo funcional en los tratamientos donde fueron removidos y en el control, medido en 2007 luego de dos años sin remoción.	36

CAPÍTULO III

Fig. 3.1. Patrón anual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) de los grupos funcionales nativos y de las especies invasoras utilizadas en este experimento, creciendo en monocultivos con alta intensidad de corte.	48
Fig. 3.2. Microcosmos en el campo experimental del IFEVA, abril de 2010 (Facultad de Agronomía - UBA).	48
Fig. 3.3. Esquema de unidades experimentales con distinta composición de grupos funcionales.	50
Fig. 3.4. Patrón anual de índice verde normalizado (IVN), para las tres comunidades con diferente composición funcional y sometidas a mayor o menor intensidad de corte.	55
Fig. 3.5. Emergencia de especies exóticas en comunidades sometidas a baja y alta intensidad de corte.	56
Fig. 3.6. Emergencia de especies exóticas en comunidades de pastos nativos de invierno (PNI), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno y verano (PNIV) y en el control sin comunidad nativa.	57
Fig. 3.7. Biomasa producida por <i>Lolium</i> y <i>Lotus</i> durante el primer año del experimento en comunidades sometidas a baja y alta intensidad de corte.	58
Fig. 3.8. Biomasa de <i>Lolium</i> y <i>Lotus</i> observada en la comunidad mixta (PNIV) vs. la esperada según el modelo simple aditivo, para cada unidad experimental sometida a mayor o menor intensidad de corte .	58
Fig. 3.9. Hipótesis de facilitación indirecta sobre la invasión, mediada a partir de una interacción negativa entre grupos funcionales nativos.	61

CAPÍTULO IV

Fig. 4.1. Foto de las unidades experimentales correspondientes a un bloque.	70
Fig. 4.2. Efecto de la invasión de <i>Lolium multiflorum</i> y <i>Lotus tenuis</i> sobre la biomasa aérea total (a) y la biomasa de inflorescencias (b) de los pastos nativos, en comunidades con distinta composición de grupos funcionales.	74
Fig. 4.3. Efecto de la invasión de <i>Lolium multiflorum</i> y <i>Lotus tenuis</i> sobre la biomasa total de la comunidad producida durante el primer año de crecimiento, en comunidades de pastos nativos sometidas a baja (a) o alta intensidad de Corte (b).	74
Fig. 4.4. Biomasa acumulada de pastos nativos (a) y biomasa acumulada total de la comunidad (b) en relación a la biomasa de invasoras, en las comunidades invadidas por <i>Lolium multiflorum</i> y <i>Lotus tenuis</i> .	76

- Fig. 4.5. Efecto de la invasión sobre el patrón anual del índice de vegetación normalizado (IVN) observado en los tres tipos de comunidades. 88
- Fig. 4.6. Efecto de la invasión (A), la intensidad de corte (B) y la composición funcional (C), sobre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) observada en primavera en las comunidades de pastos nativos. 79

RESUMEN

El manejo de los ecosistemas produce cambios en la composición de las comunidades, que pueden influir sobre la susceptibilidad de la comunidad a ser invadida y sobre los impactos de la invasión. En esta tesis, avanzo con la comprensión del rol que ejerce la composición funcional de plantas sobre la invasión de especies exóticas, usando dos aproximaciones experimentales. El experimento de remoción mostró que la pérdida selectiva de grupos funcionales promovió la invasión de acuerdo a la cantidad de biomasa removida, pero también a partir de un efecto de identidad de los pastos nativos de verano. La falta de compensación de los grupos remanentes, permitió que la invasión persista hasta al menos dos años después de cesados los disturbios. El experimento de ensamble en donde varió la composición de la comunidad, mostró una interacción sub-aditiva entre grupos funcionales nativos, generando que comunidades más diversas sean menos resistentes a la invasión respecto de comunidades compuestas por el grupo funcional más resistente. La composición de la comunidad determinó la invasión por *Lolium multiflorum* pero apenas afectó a *Lotus tenuis*. La intensidad de defoliación aumentó la invasión, pero en general no cambió los efectos de la composición funcional, excepto cuando la resistencia a la invasión estuvo dada por una alta superposición de nichos. La invasión por *L. multiflorum* o *L. tenuis* afectó negativamente a los pastos nativos de invierno, mientras que la productividad primaria neta aérea aumentó o no fue afectada. La superposición temporal de nichos, el efecto de prioridad y el *fitness* relativo de la invasora regularon el éxito de la invasión y los impactos generados sobre la comunidad receptora. Sin embargo, los efectos interactivos observados en ambos experimentos sugieren que la facilitación indirecta puede jugar un rol importante en controlar el éxito de las invasiones y los impactos que éstas generan.

Palabras clave: pérdida de biodiversidad, resistencia biótica, impacto exóticas, grupos funcionales, pastoreo, superposición de nichos, efectos de prioridad.

Influence of functional group composition on exotic species invasion in Flooding Pampa grasslands

ABSTRACT

Management actions contribute to plant invasions via introduction of new exotic species, and by altering native community composition. Changes in functional composition may influence both the likelihood of invasion and the impact of exotics species. In the present thesis, I seek to enhance the current understanding of the role of plant functional composition on exotic species invasion using a combination of functional group removal and assembly experiments. A removal experiment showed that the selective loss of functional groups promoted invasion by exotic forbs according to the amount of biomass removed, but also through identity effects exerted by the dominant functional group of native summer grasses. Lack of biomass compensation after functional group loss facilitated invasion, even two years after the cessation of disturbance. An experiment with ‘synthetic’ plant communities of varying functional composition and diversity showed that native functional groups interacted in a sub-additive fashion. Therefore resistance was lower in functionally diverse grass communities than in communities of the most invasion-resistant functional group. Invasion patterns depended strongly on the identity of the exotic invader; community composition/diversity was important in determining invasion by *Lolium multiflorum* but barely affected *Lotus tenuis*. Defoliation intensity promoted invasion but did not generally change the observed effects of community composition, except when strong niche overlap between resident and invasive species controlled invasion. Both the introduction of *L. multiflorum* and *L. tenuis* negatively affected native winter grasses biomass, which either increased or did not affect total aboveground primary productivity. Overall, temporal niche overlap, priority effects, and relative fitness of the invader were all important mechanisms driving invader species success and impacts on resident communities. Nevertheless, interactive effects observed in both experiments suggest that indirect interactions and facilitative effects may play important roles in controlling invasion success and invader impacts in diverse plant communities.

Keywords: biodiversity loss, biotic resistance, exotic plant impacts, functional groups, grazing, temporal niche overlap, priority effects.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1. Las invasiones biológicas como problema global

La invasión de especies exóticas es motivo de preocupación a nivel global debido a los efectos que provoca sobre la biodiversidad y los servicios que los ecosistemas brindan a la población humana (Vitousek *et al.* 1997, Mack *et al.* 2000, Mooney y Cleland 2001). Una especie *exótica* es aquella cuya presencia en un área geográfica se debe a la introducción accidental o intencional por medio de un vector antrópico. La *invasión* es el proceso por el cual las especies exóticas amplían su rango de distribución luego de haberse establecido exitosamente en ese nuevo ambiente (Richardson *et al.* 2000). Las especies exóticas invasoras pueden alterar diferentes componentes de la biodiversidad como la riqueza de especies, la composición funcional de las comunidades y la heterogeneidad espacial a distintas escalas. En general, se han observado incrementos en la riqueza de especies con la invasión, dado que la tasa de adición de especies exóticas suele ser mayor que la tasa de extinción local de especies nativas (Sax y Gaines 2003, Lockwood *et al.* 2007). Tanto este efecto como el consecuente cambio en la composición de especies pueden modificar el funcionamiento de los ecosistemas invadidos, ya sea por la incorporación de nuevos rasgos funcionales, como por un cambio en la distribución de abundancias de los rasgos funcionales existentes (Mack *et al.* 2000, D'Antonio y Hobbie 2005).

La invasión de especies a escala global es promovida por el transporte comercial y de pasajeros (Mack *et al.* 2000). A escala local, los cambios en el uso del suelo o del régimen de disturbio generan oportunidades de invasión para especies pre-adaptadas al disturbio o para especies generalistas tolerantes a un amplio espectro de condiciones ambientales (Mooney y Hobbs 2000). La intensificación de esos procesos en las últimas décadas ha generado un aumento sostenido en el número de especies exóticas en diferentes sistemas, aunque algunos sistemas muestran una mayor proporción de especies exóticas que otros (Lockwood *et al.* 2007). Lonsdale (1999) encontró un mayor número de especies exóticas en comunidades de islas respecto de comunidades continentales, y en el Nuevo Mundo respecto del Viejo Mundo. La cantidad o proporción de especies exóticas ha sido considerada como la variable que representa la susceptibilidad de las comunidades a la invasión (Elton 1958, Lodge 1993, Davis *et al.* 2005). Sin embargo, se ha planteado que para poder definir esta susceptibilidad debería conocerse el número de especies introducidas, para poder calcular la tasa de supervivencia de las mismas, siendo ésta un mejor indicador de la susceptibilidad a la invasión (Lonsdale 1999, Levine y D'Antonio 1999). En este sentido, un problema todavía no resuelto es que en la mayoría de los casos no se conoce el número de especies introducidas, sino sólo las que tuvieron algún grado de éxito. Por otro lado, una diferencia en el tiempo transcurrido desde la introducción también genera un sesgo, dado que a mayor tiempo transcurrido mayor sería la probabilidad de éxito (Lonsdale 1999, Richardson y Pysek 2006, pero ver Rejmánek 1989).

El estudio de las invasiones biológicas se ha enfocado en tres grandes áreas en las que se analizan: 1) los rasgos que determinan que algunas especies sean más invasoras que otras, 2) las características que determinan la susceptibilidad de una comunidad a la invasión y 3) los impactos generados por las especies invasoras sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. En la presente tesis se abordan experimentalmente aspectos relativos a la susceptibilidad y al impacto. A continuación, se desarrolla una síntesis de cada una de las áreas mencionadas, enfatizando en las últimas dos.

1.2. Rasgos de las especies invasoras

Las especies exóticas cuyos atributos les confieren mayor habilidad competitiva, son consideradas especies “fuertes”, tanto por la alta capacidad de invadir como por el impacto que generan (Ortega y Pearson 2005, McDougall *et al.* 2009). Varios autores se han preocupado por identificar rasgos comunes entre las especies invasoras (Baker 1974, Crawley *et al.* 1996, Thompson *et al.* 1995, Williamson y Fitter 1996) con el fin de poder predecir o prevenir la invasión (Richardson y Pysek 2006, Funk *et al.* 2008, Drenovsky *et al.* 2012). Una revisión de estos trabajos mostró que en general, las especies invasoras tienen altas tasas de crecimiento y un mayor tamaño y *fitness* respecto de las nativas; además, presentaron valores altos en los rasgos asociados con la asignación de recursos al área foliar, tallos y fisiología (Van Kleunen *et al.* 2010). Muchos de estos rasgos han sido asociados también a especies altamente competitivas en su ambiente natural (Grime 1973, Westoby 1998). A su vez, Daehler y Strong (1993), propusieron que las especies exóticas con mayor probabilidad de invadir son aquellas que en su ambiente natural son dominantes y ocupan un rango ambiental amplio.

Por otro lado, la hipótesis de naturalización de Darwin propone que las especies invasoras más exitosas son aquellas que no comparten una historia filogenética común con las especies nativas del área invadida. Al no compartir rasgos con las nativas, las exóticas competirían menos por los recursos y serían menos propensas a ser atacadas por depredadores naturales (Darwin 1859). Los experimentos manipulativos que han puesto a prueba esta hipótesis han encontrado evidencias contradictorias (Agrawal *et al.* 2005, Cahill *et al.* 2008, Jiang *et al.* 2010). En parte estos resultados reflejan el hecho que, en muchos casos, las especies evolutivamente más cercanas encuentran ambientes “aptos” para la invasión en los sitios donde están sus congéneres nativos (Richardson y Pysek 2006). Por último, la relación taxonómica (filogenética) podría no ser tan importante respecto de otros factores determinantes de la invasión, como para arrojar un patrón único en distintas regiones y distintas familias (Daehler 2001).

Un aspecto importante para identificar cuáles son los rasgos funcionales que determinan la invasión de las especies exóticas, ha sido compararlos con los rasgos encontrados en la comunidad nativa (Van Kleunen *et al.* 2010). En este sentido, se ha evaluado y encontrado evidencias de que la superposición entre grupos funcionales nativos y exóticos, limitaría la invasión (Elton 1958, Tilman 1997, Naeem *et al.* 2000, Fargione *et al.* 2003, Davies *et al.* 2005). Estos estudios se han enmarcado dentro de la hipótesis de resistencia biótica (Elton 1958) que se describe a continuación.

1.3. Resistencia de la comunidad a la invasión

Los estudios que evalúan la resistencia o susceptibilidad de las comunidades a la invasión se basan principalmente en la teoría clásica del nicho ecológico (Hutchinson 1957). Según esta teoría existe un rango limitante de condiciones ambientales (reguladores y recursos) que se deben cumplir para la supervivencia y reproducción de una especie (McNaughton y Wolf 1973). Las especies exóticas deben superar primero los filtros ambientales abióticos para lograr establecerse y reproducirse; luego para considerarlas invasoras, deben ser capaces de ampliar su rango de expansión (Richardson y Pysek 2006). El

éxito en esta segunda etapa dependerá de los recursos disponibles (no explotados) que dejen las comunidades nativas, y de la capacidad de la invasora de acceder a esos recursos (Shea y Chesson 2002). Por lo tanto, cuán susceptible es una comunidad a la incorporación de nuevas especies, dependería de la disponibilidad de recursos y en qué medida esos recursos cubren los requerimientos de los genotipos exóticos (Naeem *et al.* 2000, Kennedy *et al.* 2002).

La hipótesis de resistencia biótica, fue inicialmente formulada por Elton (1958), quien propuso que las comunidades más diversas presentan una explotación más completa de los recursos, y por lo tanto son más resistentes a la invasión. Originalmente, esta idea incluye la complejidad de las redes tróficas, la cual se espera que sea mayor a mayor diversidad, considerando todas las especies presentes en una comunidad. Sin embargo, la mayor parte de los trabajos que ponen a prueba esta hipótesis se circunscriben a un solo nivel trófico. La hipótesis de resistencia biótica, también conocida como “hipótesis de diversidad–invasibilidad”, ha sido ampliamente estudiada a través de experimentos descriptivos y manipulativos (Elton 1958, Levine and D’Antonio 1999, Stohlgren *et al.* 1999, Hector *et al.* 2001, Kennedy *et al.* 2002, Zavaleta and Hulvey 2004). El patrón encontrado es que, a escala regional, el número de especies exóticas generalmente aumenta junto con el número de especies nativas en la comunidad. En cambio, a escala local, la relación entre la riqueza de especies nativas y exóticas es inversa, en correspondencia con la noción de resistencia biótica. Esta diferencia ha sido atribuida a que los factores que determinan la coexistencia de las especies difieren según la escala de observación (Fridley *et al.* 2007). A escala regional la covariación en factores extrínsecos como el pool regional de especies, la productividad del hábitat y los niveles de disturbio o estrés abiótico, afectarían por igual las chances de establecimiento de especies nativas y exóticas (Naeem *et al.* 2000). Mientras que a escala local las interacciones competitivas entre las especies definirían el grado de invasión (Stohlgren *et al.* 1999, Levine 2000, Fridley *et al.* 2007). Un aspecto importante de estos experimentos es que controlan la presión de propágulos de las exóticas, por lo cual permiten determinar en forma no ambigua la susceptibilidad intrínseca de la comunidad a la invasión (ver Lonsdale 1999). A pesar de la controversia generada a partir de resultados y enfoques metodológicos disímiles, existe un alto grado de certeza a favor de esta hipótesis; a escala local y bajo condiciones ambientales constantes (i.e., sin factores covariantes), la resistencia a la invasión generalmente aumenta a medida que aumenta la riqueza de la comunidad residente (Hooper *et al.* 2005, Friedley *et al.* 2007).

Tradicionalmente, se ha planteado que el principal mecanismo involucrado en la resistencia biótica a la invasión, para un mismo nivel trófico, es la complementación de nichos entre las especies residentes (Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005). Sin embargo, se ha discutido que la relación observada entre la riqueza de especies y las propiedades de la comunidad (i.e. resistencia biótica) puede reflejar también un efecto de “selección o muestreo”, ya que a medida que aumenta el número de especies, también aumenta la probabilidad que se incorporen las especies más eficientes para la función considerada (Huston 1997, Crawley *et al.* 1999, Wardle 1999, 2001). Esto implica que la resistencia podría depender más de la identidad de las especies residentes que del número de especies *per se* (ver Crawley *et al.* 1999). Recientemente se ha llegado a la conclusión de que ambos mecanismos, complementación de nichos y efecto de muestreo, contribuyen al funcionamiento de los ecosistemas (Loreau *et al.* 2001). Para determinar la importancia relativa de estos mecanismos en un experimento es necesario conocer el desempeño de cada especie en monocultivo y evaluar las distintas combinaciones posibles entre todas las especies consideradas, lo cual hace a estos experimentos casi impracticables (Naeem *et al.* 1996,

Wardle 1999), excepto en los casos de sistemas de muy baja diversidad (e.g. Flombaum y Sala 2008). Este problema se retoma más adelante en el punto 1.5 cuando se discuten los diseños experimentales para evaluar la invasibilidad.

Una visión alternativa a la hipótesis clásica de resistencia biótica propone que la identidad de las especies dominantes y la composición funcional de la comunidad determinan la resistencia a la invasión (Grime 1998, Fargione *et al.* 2003, Smith *et al.* 2004, Emery y Gross 2006, Hillebrand *et al.* 2008). Cada comunidad puede ser caracterizada por su estructura de abundancia-diversidad de especies (Whittaker 1965). Esta distribución de abundancias de especies refleja al mismo tiempo una distribución de rasgos en la comunidad, en donde los rasgos de las especies dominantes estarían influyendo fuertemente sobre diversos procesos del ecosistema y sobre la interacción entre las especies presentes en esa comunidad (Grime 1998, Hillebrand *et al.* 2008, Mokany y Roxburgh 2008). Por lo tanto, el tipo de interacción que se establezca entre las especies residentes dominantes y las invasoras definiría la susceptibilidad de la comunidad a la invasión.

Otro efecto de identidad puede ocurrir cuando la presencia de ciertos rasgos funcionales en algunas especies clave, genera efectos desproporcionados respecto de su biomasa en la comunidad (Power *et al.* 1996). Por ejemplo, Lyons y Schwartz (2001) estudiaron el efecto de remover especies raras de un pastizal sobre la invasión de un pasto anual, y encontraron que la pérdida de diversidad de especies raras promovió la invasión en mayor medida respecto de remover una cantidad de biomasa equivalente de otras especies. Los efectos de identidad sobre algunas funciones ecosistémicas en general (Hobbie *et al.* 1999, Buonopane *et al.* 2005, Mokany y Roxburgh 2008) y sobre la resistencia a la invasión en particular (Wardle *et al.* 1999, Stachowicz y Byrnes 2006, Gilbert *et al.* 2009), en contraposición a los de riqueza, han sido estudiados en diferentes sistemas terrestres y acuáticos, pero las diferencias metodológicas dificultan la generalización de los resultados obtenidos.

Existe abundante evidencia que indica que, más allá de los atributos de la comunidad residente, la susceptibilidad a la invasión puede ser modulada por la ocurrencia de disturbios (Hobbs 1989, Hobbs y Huenneke 1992, Alpert *et al.* 2000, Levine 2000). Los disturbios generan remoción de biomasa y como consecuencia, se espera que las interacciones de competencia entre especies disminuyan a partir de una menor utilización de los recursos (White y Pickett 1985). La hipótesis de recursos fluctuantes (Davis *et al.* 2000) propone que una disminución en la utilización de recursos o un aumento en la provisión de éstos, genera oportunidades para la invasión de especies. Por lo tanto, los sistemas disturbados frecuentemente ofrecen más oportunidades de invasión que los menos disturbados. Asimismo, cuanto mayor es la disponibilidad de recursos no utilizados, más susceptible a la invasión será la comunidad (Davis *et al.* 2000, Shea y Chesson 2002). Hay evidencias de experimentos que apoyan esta hipótesis (i.e. Levine 2000), aunque se ha observado que el éxito de la invasión en sistemas disturbados, depende también de la disponibilidad de propágulos y de los rasgos de las especies invasoras, lo cual define la probabilidad de éxito durante la etapa de colonización post-disturbio (Chaneton *et al.* 1988, Belyea y Lancaster 1999, Levine 2000, Walker *et al.* 2005, Buckley *et al.* 2007).

1.4. Impacto ecológico de las invasiones

La evaluación del impacto de las invasiones biológicas sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas es importante para definir prioridades de manejo que atienden tanto a objetivos de conservación de la biodiversidad, como a la producción de bienes y servicios ecosistémicos. Para esto se han propuesto tres aspectos que deben ser considerados al cuantificar los impactos: el área de expansión de la invasora, su densidad o biomasa por unidad de área (como medida de abundancia) y el efecto *per capita* que la especie ejerce sobre la variable estudiada (Parker *et al.* 1999). Los primeros dos componentes (extensión y abundancia) son los que han sido más estudiados, pero son medidores indirectos del impacto ya que no se observa cuál es el aspecto de la comunidad invadida que está siendo alterada. No obstante, es esperable que las especies con mayor abundancia en el sistema, sean las que regulan más fuertemente los procesos ecosistémicos (Grime 1998). El efecto *per capita* incluye la variable afectada, pero resulta de difícil medición. Sin embargo, el efecto que cada individuo ejerce sobre el ecosistema es un aspecto clave, dado que dos especies igualmente abundantes podrían generar diferentes tipos de impacto sobre el ecosistema (Parker *et al.* 1999). Otra dificultad en la cuantificación de los impactos es la variación espacio-temporal de los mismos. En áreas extensas o en períodos largos, la heterogeneidad de condiciones ambientales puede modificar el impacto que las especies generan sobre las comunidades nativas. Por el mismo motivo, a escala local no se estaría incorporando la variabilidad que tiene la variable de respuesta ante cambios ambientales observados a mayor escala. Las diferencias en la escala espacio-temporal en la que se evalúan los impactos hace más dificultosa la comparación entre especies o entre sistemas (Strayer *et al.* 2006).

A pesar de ser pocas las especies exóticas que se vuelven invasoras (Williamson y Fitter 1996), muchos de los impactos observados son de gran magnitud (Vitousek *et al.* 1997, Vila *et al.* 2011). Estos impactos han sido evaluados en distintos niveles de organización biológica: individual, poblacional, de comunidad y ecosistémico, considerando tanto variables estructurales como funcionales (Mack *et al.* 2000, Lockwood *et al.* 2007). Por ejemplo, como consecuencia de las invasiones, se ha observado una reducción en la diversidad de especies nativas (Vila *et al.* 2011), interferencia en el reclutamiento de especies nativas (Tognetti y Chaneton 2012), y cambios en la productividad primaria (Rush y Oesterheld 1997, Vila *et al.* 2011), en el régimen de disturbios (D'Antonio y Vitousek 1992) y en el ciclado de nutrientes (Liao *et al.* 2007). Algunos impactos, son generados de manera indirecta a partir de la transformación de las condiciones ambientales (Simberloff *et al.* 2011). De todos los sistemas invadidos, en pocos se han estudiado los impactos de las especies exóticas establecidas (Simberloff *et al.* 2011). En algunos casos, los estudios sobre impactos funcionales podrían estar subestimando los impactos estructurales, ya que pueden ocurrir cambios estructurales en la comunidad que no alteren significativamente el funcionamiento del ecosistema (Vila *et al.* 2011); o bien, podría no haber impactos (Meffin *et al.* 2010). Para poder definir políticas adecuadas para el manejo de especies exóticas, es necesario conocer mejor tanto los tipos de impactos como los mecanismos a partir de los cuales éstos se generan.

El marco conceptual de coexistencia de especies ha sido propuesto para evaluar los mecanismos que regulan el impacto de las especies invasoras (MacDougall *et al.* 2009). Este marco sugiere que las diferencias de *fitness* (i.e. mayor habilidad de explotar recursos limitantes, mayor capacidad reproductiva, menor susceptibilidad a ser atacada por un predador) con las especies residentes llevarían a la dominancia de una especie exótica. En cambio, las diferencias de nicho (i.e. fenología, profundidad de raíces, tolerancia al stress)

permitirían la coexistencia entre exóticas y nativas, dado que posibilita el aumento poblacional cuando las especies son raras y al mismo tiempo da lugar a un efecto estabilizador sobre el tamaño poblacional de la invasora a través de una mayor intensidad de competencia intra-específica, respecto de la inter-específica (Chesson 2000, MacDougall *et al.* 2009). Como consecuencia, la invasión será exitosa si la especie exótica tiene un nicho ecológico distinto a las nativas, aunque no generaría un impacto importante, dado que no interacciona intensamente con las especies residentes y el mecanismo estabilizador impediría que la exótica se haga dominante. En cambio, si la especie exótica comparte el nicho con las especies residentes, sólo invadiría exitosamente si tuviera mayor *fitness* bajo las condiciones del sitio. En este caso, la invasora generaría un gran impacto desplazando competitivamente a las poblaciones nativas (MacDougall *et al.* 2009). En síntesis, el impacto de la invasión sobre la comunidad estaría definido por la importancia relativa entre el *fitness* de las especies invasoras (alto impacto si el *fitness* de la exótica es mayor) y la diferenciación de nichos entre residentes e invasoras (bajo impacto).

Una consideración a este marco conceptual es que sólo hace referencia a los impactos en la estructura de la comunidad, dado que el impacto de la invasión está medido a partir del cambio en el tamaño poblacional de las especies nativas. En relación a lo que se espera de los impactos funcionales de la invasión sobre la comunidad, en la medida que las especies dominantes sean las responsables del funcionamiento del ecosistema (Grime 1998), los impactos funcionales de la invasión también estarían definidos por el *fitness* relativo de las especies invasoras y nativas. A su vez, si la diferenciación de nichos (complementariedad) es lo que permite la incorporación de nuevos rasgos funcionales en la comunidad, este mecanismo también podría generar impactos fuertes sobre el funcionamiento del ecosistema, aún si inicialmente no hubiera un efecto fuerte sobre la estructura de la comunidad (i.e. desplazamiento de especies nativas) (Vila *et al.* 2011). Un aspecto importante a considerar respecto de los impactos funcionales, es que se ha observado que algunos impactos sobre la estructura de la comunidad, pueden ser consecuencia de cambios en variables funcionales como la tasa de ciclado de fósforo o nitrógeno (Parker *et al.* 1999, Simberloff 2011), o de efectos sinérgicos entre especies exóticas (Simberloff y Von Holle 1999). Llamativamente, todavía no está claro cuál es la relación entre la magnitud de la invasión y la magnitud del impacto (Vila *et al.* 2011).

Por último, la importancia relativa de la diferenciación de nichos o de *fitness* depende de la escala temporal de observación. Por ejemplo, en un estado sucesional temprano (post disturbio), los recursos suelen no ser limitantes (Bazzaz 1979) y por lo tanto las diferencias de *fitness* (i.e. alta tasa de crecimiento, alta relación fotosíntesis/respiración con buenas condiciones lumínicas, alta tasa de transpiración) determinarían el éxito de la invasión. En esta etapa sucesional, los impactos están relacionados principalmente con cambios en el ambiente abiótico que controlan en alguna medida las primeras etapas sucesionales (Connell y Slatyer 1977 y citas allí incluidas, Grime 1998). En cambio, en un estado sucesional tardío, las diferencias de *fitness* junto con la diferenciación de nichos determinarían el éxito de las invasoras y en última instancia la magnitud del impacto (Bazzaz 1979, MacDougall *et al.* 2009).

1.5. Enfoques metodológicos en el estudio de invasiones

Se ha propuesto que los experimentos en los que se trabaja con “grupos funcionales” en lugar de especies, permiten un mayor grado de extrapolación de los resultados a otros sistemas (Lavorel *et al.* 1997, Díaz y Cabido 2001). Si bien no existe una clasificación universal de los grupos funcionales, en general se pueden identificar dos tipos de clasificaciones: los grupos de “respuesta” y los grupos de “impacto” (Díaz y Cabido 2001). Los grupos de respuesta se definen a partir de la similitud en la respuesta de las plantas al ambiente biótico y abiótico (tolerantes a la inundación, resistentes al pastoreo, resistentes al fuego, etc.); mientras que los grupos de impacto se definen en base a la similitud del efecto que éstas tienen sobre los procesos ecosistémicos (fijadoras de nitrógeno, promotoras de fuego, especies ingenieras). La clasificación de grupos funcionales en comunidades vegetales dependerá entonces del objeto de estudio (Gitay y Noble 1997). Las formas de vida (o morfología), la fisiología y la fenología son rasgos clave que determinan el patrón de uso de los recursos en el espacio y en el tiempo. Por lo tanto, se espera que estos rasgos tengan un efecto importante en la interacción entre especies y que definan en alguna medida el éxito de invasión (Lavorel *et al.* 1997, Wolcovich y Cleland 2011).

De acuerdo con la hipótesis de resistencia biótica, comunidades con una mayor diversidad de grupos funcionales serían más resistentes a la invasión por especies exóticas (Mokany *et al.* 2008). La pérdida de un grupo funcional por un factor de perturbación selectivo generaría la disponibilidad de recursos que pueden ser aprovechados por las especies exóticas (Shea y Chesson 2002). A su vez, el grado de diferenciación ecológica entre los grupos funcionales remanentes afectaría la respuesta compensatoria de la comunidad ante la pérdida de uno de ellos y, por lo tanto, las oportunidades de invasión (Wardle *et al.* 1999). Este enfoque permite evaluar en qué medida el solapamiento de nichos regula la invasión en diferentes sistemas, a través de un reconocimiento de la composición funcional de la comunidad receptora y de los rasgos de las especies exóticas en el pool regional (Fargione *et al.* 2003, MacDougall *et al.* 2009). Desde otro punto de vista, evaluar cómo los distintos grupos funcionales responden a disturbios antrópicos, permite realizar inferencias no sólo sobre la dinámica de la estructura de la comunidad, sino también sobre su funcionamiento (Gitay & Noble 1997, Díaz y Cabido 2001, Wardle *et al.* 2011).

La relación entre la riqueza de especies o la composición funcional y la resistencia a la invasión ha sido ampliamente explorada, ya sea para explicar los mecanismos a partir de los cuales las comunidades más diversas son menos invadidas (Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 2001, Kennedy *et al.* 2002), como para predecir los efectos de la pérdida de diversidad sobre la invasión y otras propiedades de los ecosistemas (Wardle *et al.* 1999 and 2008, Levine 2000, Zavaleta y Hulvey 2004, Selman *et al.* 2012). La metodología más utilizada para estos estudios son los experimentos manipulativos en los que se controla la riqueza y/o la composición funcional de las comunidades. Este tipo de experimentos ofrecen dos enfoques complementarios para el estudio de invasiones biológicas: (i) experimentos de *ensamble* de comunidades y (ii) experimentos de *remoción* de especies o grupos funcionales. En los experimentos de ensamble, se busca controlar la composición de especies o grupos funcionales de la comunidad residente (Crawley *et al.* 1999, Naeem *et al.* 2000, Hector *et al.* 2001, Zavaleta and Hulvey 2004). Mientras que los experimentos de remoción parten de comunidades ensambladas naturalmente, y manipulan las especies o grupos funcionales removidos (Díaz *et al.* 2003).

Los experimentos de ensamble realizados para evaluar la relación entre la diversidad (riqueza) y el funcionamiento del ecosistema han sido criticados porque en general, el ensamble de comunidades de diferente diversidad se realiza tomando las especies al azar a partir de un pool total de especies (Huston 1997). La crítica principal al diseño experimental, es que el ensamble aleatorio de especies no parece ser el mecanismo predominante en las comunidades naturales, dado que existen una serie de filtros contexto-dependientes que no son considerados en los ensambles experimentales (Wardle 1999). Además, sea cual fuere el mecanismo de ensamble, los niveles más altos de riqueza llevan implícita una mayor probabilidad de contener la especie con mejor desempeño en la variable funcional medida, lo que genera un “efecto de muestreo o selección” (Huston 1997). Esto último ha sido aceptado más tarde por varios ecólogos como un mecanismo válido que opera en la naturaleza junto con otros mecanismos de ensamble (Loreau *et al.* 2001). Otras críticas relevantes es que trabajan sobre comunidades inmaduras, con escaso tiempo de ensamble, y que mantienen fija la composición de las comunidades, sin dar lugar a la inmigración de especies desde el entorno. Es decir que estos experimentos funcionan como sistemas cerrados, lo cual les quita realismo. A pesar de estas limitantes, los experimentos de ensamble, particularmente los realizados en microcosmos, permiten homogeneizar las condiciones ambientales (disponibilidad inicial de nutrientes, agua, profundidad del suelo) a lo largo de un gradiente del factor de estudio (Drake *et al.* 1996, Fraser y Keddy 1997, Dukes 2001, Ejrnæs *et al.* 2006).

En contraposición, los experimentos de remoción desarrollados en el sistema natural bajo condiciones ambientales propias del sitio, han mostrado ser una herramienta eficaz para evaluar los efectos de la pérdida de diversidad sobre diferentes atributos del ecosistema (Wardle *et al.* 1999, Symstad 2000, Symstad y Tilman 2001, Flombaum y Sala 2008, Wardle *et al.* 2008, McLaren y Turkington 2011). Estos experimentos muestran la respuesta dinámica de la comunidad ante la pérdida de especies o grupos funcionales particulares. Sin embargo, al no controlar la composición de la comunidad remanente, ni otras variables ambientales que son heterogéneas en un sistema natural, muchas veces no es posible desglosar cuáles son los mecanismos más importantes que influyen sobre las respuestas observadas (diversidad, identidad, presión de propágulos, disponibilidad de recursos, etc.). Estos experimentos con controles apropiados de la remoción (ver Capítulo 2), son especialmente apropiados para evaluar efectos de la pérdida de ciertas especies o grupos funcionales sobre procesos ecosistémicos o sobre la respuesta de las especies remanentes (Díaz *et al.* 2003).

Dadas las fortalezas y limitaciones de estos dos enfoques, una aproximación que involucre ambos tipos de experimentos brindaría una mejor comprensión tanto del rol que cumple la composición funcional (u otros factores) en la resistencia a la invasión (experimento de ensamble), como de los efectos de la pérdida selectiva de especies sobre la invasión y otras propiedades del ecosistema (experimento de remoción) (Drake *et al.* 1996, Fraser y Keddy 1997, Díaz *et al.* 2003, Srivastava *et al.* 2004). Muy pocos sistemas han sido estudiados utilizando ambas aproximaciones de manera integrada con el objeto de comprender los controles bióticos y las consecuencias ecológicas de las invasiones (ver Tilman 1997, Symstad 2000 y Fargione *et al.* 2003).

1.6. Invasiones biológicas en pastizales pampeanos

Los pastizales de la Pampa Deprimida se encuentran distribuidos en el centro-este de Argentina, entre las latitudes 35° y 38° Sur, ocupando un área aproximada de 90.000 km² (Soriano 1992). En estos pastizales, ha sido muy estudiada la heterogeneidad de la vegetación a escala regional, de paisaje y local (Burkart *et al.* 1990, Perelman *et al.* 2001, Chaneton *et al.* 2005). Por ejemplo, se ha observado que la riqueza florística del pastizal natural está asociada a gradientes en factores ambientales (topografía, fertilidad y salinidad), al régimen de disturbios naturales (inundaciones) y de manejo del pastoreo, así como al tamaño del *pool* regional de especies (Sala *et al.* 1986, Chaneton y Facelli 1991, Perelman *et al.* 2001, 2007, Chaneton *et al.* 2002). Las prácticas de agricultura y ganadería fueron los factores principales que determinaron los cambios florísticos en la región, y que trajeron aparejado la invasión de especies exóticas (Soriano 1991, Perelman *et al.* 2001, Chaneton *et al.* 2002).

En esta región, las especies exóticas representan entre el 20.6 y 29.2% de la riqueza total, según la comunidad vegetal considerada (Perelman *et al.* 2001). El 70% de estas especies son plantas anuales, en su mayoría herbáceas de invierno, un grupo poco representado en la flora nativa. Esto último, sugiere que el grado de superposición en la fenología y forma de vida de especies nativas y exóticas habría sido un filtro importante en la conformación del *pool* de especies exóticas a nivel regional (MacDougall *et al.* 2009). Hasta el momento se han identificado dos factores importantes que estarían controlando la dinámica poblacional de las dicotiledóneas exóticas (Insausti *et al.* 2005). El efecto negativo que ejerce la clausura al pastoreo sobre este grupo de especies sugiere que el pastoreo promueve la persistencia y abundancia local de las dicotiledóneas exóticas (Sala *et al.* 1986, Chaneton *et al.* 2002). Por el contrario, se ha observado que las inundaciones prolongadas ejercen un efecto inverso, reduciendo la abundancia de dicotiledóneas exóticas, probablemente porque en su mayoría son especies que no poseen las adaptaciones para tolerar ese tipo de estrés (Chaneton *et al.* 2002, Insausti *et al.* 2005, Chaneton 2006, Oesterheld y McNaughton 1991b).

En el pastizal húmedo de mesófitas, típico de las extensas planicies inundables (posición topográfica intermedia), se ha observado una relación negativa entre la riqueza total de exóticas o la cobertura de exóticas anuales de invierno y la riqueza de pastos nativos de verano (Perelman *et al.* 2007). Por este motivo, se ha propuesto que el control de la invasión en estos pastizales estaría dado por un canopeo bien desarrollado de pastos estivales, el cual interferiría con el reclutamiento de exóticas durante el otoño (Perelman *et al.* 2003 y 2007, Fig. 1.1). Sin embargo, dado que no se conocen los impactos de la invasión sobre las comunidades nativas, no se puede descartar que tal relación esté indicando un impacto negativo de la invasión sobre los pastos nativos de verano (Levine y D'Antonio 1999, Lonsdale 1999, Ortega y Pearson 2005). Ninguna de estas dos hipótesis ha sido aún evaluada mediante experimentos controlados. En general, la evidencia disponible sobre el papel de diferentes grupos funcionales y de las especies dominantes en la resistencia biótica de estos pastizales es todavía muy escasa.

Por otro lado, existen especies exóticas de buen valor forrajero que se considera tienen efectos positivos sobre procesos clave como la productividad primaria del pastizal (e.g. Deregibus *et al.* 1994, Agnusdei *et al.* 2001). Algunos factores que controlan el establecimiento de tales especies son el fuego (Latterra 1997), el pastoreo (Deregibus *et al.*

1994, Jacobo *et al.* 2000) y la aplicación de glifosato (Rodríguez y Jacobo 2010). No está claro todavía, si existen impactos a nivel ecosistémico (aparte de la productividad primaria neta aérea) o si la promoción de estas especies tiene un costo para las poblaciones/comunidades nativas.

Ante la pérdida selectiva de especies o grupos funcionales que se está dando a nivel global, y sus consecuencias sobre la invasión de especies y otros atributos de los ecosistemas (Wardle 2011), los antecedentes descriptos resaltan la importancia de conocer mejor cuál es el rol de la composición funcional de la comunidad en la resistencia a la invasión. La Pampa Deprimida tiene una historia de invasión mayor a 150 años y las especies exóticas que ahora están presentes, han pasado por los filtros ambientales del lugar (clima, suelos, régimen de inundaciones). Actualmente, la invasión de especies exóticas estaría dada principalmente por los cambios en el tamaño poblacional de las especies ya establecidas, más que por la incorporación de especies nuevas. Algunos de estos cambios son promovidos por el manejo para mejorar la productividad primaria del sistema. Por ejemplo, el pastoreo intensivo hacia fin del verano permite aumentar la productividad primaria aérea durante el invierno, que es generada en gran parte por una gramínea exótica, *Lolium multiflorum* (Deregibus *et al.* 1994, Jacobo *et al.* 2000). En cambio, el aumento de dicotiledóneas exóticas a partir de otro tipo de manejo pastoril, iría en detrimento de la productividad primaria aérea de estos pastizales (Rusch y Oesterheld 1997). Por todo esto, este es un sistema apropiado para analizar cuál es el rol que cumple la composición y la pérdida selectiva de grupos funcionales en la resistencia a la invasión. Y por otro lado, es necesario evaluar cuáles son los impactos de la invasión, de manera de proveer información para planes de conservación y manejo de estos pastizales (Gurevitch y Padilla 2004, Vander Zanden y Olden 2008, Hulme 2013).

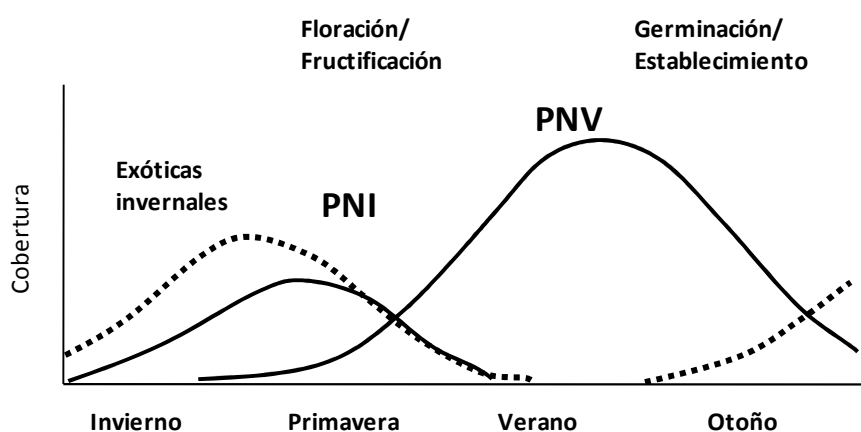


Figura 1.1. Fenología de los grupos funcionales nativos más abundantes en el pastizal pampeano (líneas enteras), y de las principales especies exóticas (línea punteada) (modificado de Perelman *et al.* 2007). PNI: pastos nativos de invierno, PNV: pastos nativos de verano.

1.7.
Obj
etiv
os
de
la
tesi
s

El
obje
tivo
gen
eral
de
esta
tesi
s

fue investigar el papel que cumple la composición funcional de la comunidad vegetal en la resistencia a la invasión y en el impacto generado por las especies exóticas sobre la estructura

y el funcionamiento de la comunidad. Las hipótesis que se ponen a prueba en cada capítulo, son formuladas y discutidas dentro de los mismos.

Los objetivos parciales son:

- 1) estudiar en qué medida el efecto de la pérdida selectiva de diferentes grupos funcionales sobre la magnitud de invasión se debe a la identidad o a la abundancia del grupo removido (Capítulo 2);
- 2) evaluar cuál es el rol de la composición funcional de pastos nativos en la resistencia a la invasión (Capítulo 3);
- 3) analizar el impacto de distintas exóticas naturalizadas, sobre la abundancia de pastos nativos y la productividad primaria en comunidades nativas con distinta composición funcional (Capítulo 4);
- 4) evaluar de qué manera la intensidad de defoliación altera la resistencia biótica que ofrecen comunidades con distinta composición funcional y el impacto de las exóticas sobre la comunidad residente (Capítulos 3 y 4).

En esta tesis, se desarrolló un enfoque metodológico que combina un experimento de remoción en el campo bajo condiciones naturales y un experimento de ensamble de comunidades bajo condiciones controladas. De este modo, se intentó integrar, para un mismo sistema modelo, una serie de resultados que provienen de aproximaciones experimentales complementarias, como se discutió anteriormente (sección 1.4). Ambos experimentos se realizaron tomando como sistema de estudio el pastizal mesofítico húmedo de la Pampa Deprimida.

1.8. Estructura de la tesis

La tesis comprende tres capítulos con resultados originales. En primera instancia (capítulo 2), se evalúa el efecto de la pérdida selectiva de grupos funcionales (GFs) nativos y exóticos sobre la resistencia a la invasión. Para eso se utilizó un experimento de remoción en un pastizal natural de la Pampa Deprimida que simuló la pérdida de distintos GFs que podría resultar de la aplicación de diferentes acciones de manejo. En el capítulo siguiente (capítulo 3), se investiga el efecto de la composición funcional de gramíneas del pastizal sobre la resistencia al establecimiento de dos especies exóticas ampliamente distribuidas en el pastizal pampeano (*Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis*) y en qué medida la intensidad de defoliación modifica la resistencia biótica del sistema. Con ese fin se estableció un experimento de ensamble de comunidades de pastos nativos invernales y estivales, bajo condiciones controladas, lo que permitió ajustar algunas covariables (riqueza, cobertura, identidad de especies, historia previa de disturbio) que suelen estar confundidos con la composición funcional de la vegetación en condiciones de naturales. Por último, se examina el impacto de la invasión por esas dos especies exóticas de características funcionales contrastantes (gramínea y leguminosa) sobre la estructura y el funcionamiento de comunidades nativas con diferente composición funcional (capítulo 4). En este capítulo se utiliza el mismo experimento de ensamble mencionado para el capítulo 3. Se compararon situaciones con y sin introducción

de exóticas para determinar los efectos de la invasión sobre el crecimiento de los GFs de pastos nativos, la productividad primaria de la comunidad, la actividad fotosintética estacional del pastizal y algunas propiedades del suelo. El capítulo final de la tesis (capítulo 5) discute los resultados más importantes en el marco de la teoría general de invasiones. Principalmente se discute cuál es el rol de la composición de grupos funcionales y los disturbios en la resistencia a la invasión por especies exóticas, y en qué medida la composición de la comunidad regula los impactos de la invasión. Finalmente se enfatiza el aporte de esta tesis al conocimiento local de invasión de plantas exóticas en el pastizal de la Pampa Deprimida.

CAPÍTULO II

EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES SOBRE LA INVASIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS EN UN PASTIZAL NATURAL

2.1. INTRODUCCIÓN

Existen cada vez más evidencias de que los cambios en la composición funcional y en las especies dominantes puede ser crítico para la resistencia que las comunidades ofrecen a la invasión por especies exóticas (Wardle 2001; Smith *et al.* 2004; Zavaleta y Hulvey 2004; Fargione y Tilman 2005; Emery y Gross 2006; Mwangi *et al.* 2007; Hooper y Dukes 2010). La composición de especies puede afectar a las propiedades de los ecosistemas principalmente de dos formas. En primer lugar, la magnitud del efecto de una especie o grupo funcional dado, puede depender de su abundancia (biomasa) relativa en la comunidad, lo cual ha sido propuesto como la hipótesis de “relación de masas” (*mass ratio hypothesis sensu* Grime 1998). En segundo lugar, los efectos observados podrían reflejar la influencia de ciertos rasgos de las especies o grupos funcionales, hipótesis de “identidad” (Sala *et al.* 1996; McLaren y Turkington 2010). Hasta el momento, la importancia relativa de los efectos de dominancia vs. los efectos de identidad en la resistencia a la invasión, permanecen poco claros.

La hipótesis de relación de masas afirma que el rol que ejercen las especies sobre las propiedades del ecosistema es proporcional a su biomasa (Grime 1998). Por lo tanto, las especies dominantes serían responsables de mantener la estructura y el funcionamiento del ecosistema, mientras que las menos abundantes (subordinadas o raras), jugarían un rol menos importante y transitorio (Sala *et al.* 1996; Smith *et al.* 2004; Polley *et al.* 2006; Phoenix *et al.* 2008). Las especies subordinadas podrían eventualmente, compensar la biomasa removida por un disturbio que afecte principalmente a las dominantes (Walker *et al.* 1999; Munson y Lauenroth 2009; McLaren y Turkington 2011), aunque este podría no siempre ser el caso (Buonopane *et al.* 2005; Davies *et al.* 2012). Mientras que las especies raras (transitorias), serían especies oportunistas que cumplen el rol de colonizadoras en los espacios generados por disturbios (Munson y Lauenroth 2009). A pesar de cumplir un rol transitorio, estas especies podrían afectar la recuperación de la comunidad (Grime 1998). En este contexto, se puede esperar que la remoción de especies dominantes o del grupo funcional dominante, genere los efectos más fuertes sobre la resistencia a la invasión. Más aún, es esperable que los efectos de la pérdida de especies sean predecibles a partir de la proporción de biomasa total removida, independientemente de la identidad de esas especies (Sala *et al.* 1996).

Contrariamente, las especies o grupos funcionales menos abundantes pueden ejercer efectos desproporcionados sobre la resistencia a la invasión (Lyons y Schwartz 2001; Zavaleta y Hulvey 2004; Wardle *et al.* 2008). La pérdida de especies raras por ejemplo, puede generar micrositios disponibles para la colonización de especies exóticas ruderales (Burke y Grime 1996; Lyons y Schwartz 2001). De hecho, algunas características distintas a la biomasa de las especies residentes, tal como la forma de crecimiento, la fenología o la profundidad de las raíces, pueden ser determinantes de la invasión (Stachowicz y Tilman 2005; Wolkovich y Cleland 2010; Price y Pärtel 2012). Llamativamente, los efectos de rasgos claves, no estarían restringidos a las especies raras sino que pueden involucrar también a especies más abundantes. Aún cuando el impacto relativo de perder diferentes especies refleje su jerarquía en el rango de abundancias, estos efectos podrían ser mayores o menores a lo esperado de acuerdo a la cantidad de biomasa removida (Sala *et al.* 1996; Symstad 2000). Por este motivo, ambos efectos de composición (dominancia e identidad) podrían actuar simultáneamente en la comunidad, aunque pocos estudios han intentado discriminar su influencia sobre la susceptibilidad de la comunidad a la invasión (ver Gilbert *et al.* 2009). En esta tesis utilizaré el término *efectos de dominancia* para referirme a los efectos que dependen de la contribución

de las especies o grupos funcionales a la biomasa total de la comunidad, y *efectos de identidad* a aquellos efectos desproporcionados en relación a su biomasa relativa, que dependen de rasgos particulares de las especies.

Los experimentos de remoción son una buena herramienta para estudiar las respuestas de la comunidad a la pérdida de biodiversidad, en el marco de las invasiones por especies exóticas (Symstad 2000; Lyons y Schwartz 2001; Díaz *et al.* 2003; Rinella *et al.* 2007). Sin embargo, al evaluar los efectos de identidad a partir de la remoción de especies o grupos funcionales que tienen distintos grados de abundancia en la comunidad, es inevitable confundir los efectos de dominancia con los efectos de identidad. Para evitar este problema, algunos estudios remueven una misma cantidad de biomasa del grupo de especies dominantes, subordinadas o raras (Lyons y Schwartz 2001; Gilbert *et al.* 2009). Este procedimiento obliga a remover una cantidad de biomasa pequeña, por lo que no estaría siendo representativo de las pérdidas o reducciones que se observan en sistemas naturales. Una alternativa es enfocarse en la pérdida de especies o grupos funcionales que representan distinta cantidad de biomasa, y comparar esos efectos con los observados a partir de una remoción aleatoria de biomasa equivalente (Symstad y Tilman 2001; Díaz *et al.* 2003). Si los efectos de una remoción selectiva y aleatoria difieren entre sí, esto querría decir que hay un efecto de identidad de la especie o grupo removido, más allá del que puede estar siendo generado por la pérdida de biomasa (cf. McLaren y Turkington 2010). Este enfoque, raramente ha sido utilizado para evaluar las consecuencias de la pérdida de grupos funcionales sobre la invasión de especies exóticas (cf. Symstad 2000).

Muchos pastizales albergan gran diversidad de especies exóticas (Mack 1989; Perelman *et al.* 2007; Seastedt y Pysek 2011), que ocupan diferentes posiciones en el rango de abundancias de la comunidad (Ortega y Pearson 2005; Tognetti *et al.* 2010). Un aumento en la extensión de la invasión puede ocurrir a medida que aumenta la disponibilidad de recursos (Davis *et al.* 2000); por ejemplo, a partir de disturbios no aleatorios sobre grupos funcionales nativos (Seabloom *et al.* 2003; Hooper y Dukes 2010). Bajo este escenario, distintas especies exóticas establecidas en la comunidad, podrían beneficiarse dependiendo de la cantidad y el momento en que los recursos son liberados (Stachowicz y Tilman 2005; Roscher *et al.* 2009). Por otra parte, interacciones negativas entre especies exóticas podrían ocasionar que la remoción de un grupo de ellas favorezca la invasión de otro grupo (Zavaleta *et al.* 2001). Alternativamente, los disturbios podrían no generar un aumento de la invasión si el reclutamiento de las especies exóticas fuera facilitado a través una amortiguación del estrés ambiental generado por las especies removidas (Bulleri *et al.* 2008). Finalmente, aunque raramente considerado, la pérdida de especies puede generar efectos tardíos sobre la magnitud de invasión, aún cuando la perturbación original haya cesado (Seabloom *et al.* 2003; Tognetti *et al.* 2010).

Los pastizales nativos de la Pampa Deprimida, han sido fuertemente modificados por la introducción de especies exóticas. La mayoría de las especies naturalizadas son especies anuales de invierno (Perelman *et al.* 2007). El manejo de estos pastizales, generalmente resulta en una pérdida parcial o total de grupos funcionales nativos, con efectos variados sobre el éxito de las especies exóticas (ver sección 1.6 y Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002; Rodríguez y Jacobo 2010). Más aún, el manejo de los pastizales podría alterar formas de vida completas (por ejemplo todos los pastos o todas las dicotiledóneas), con efectos aditivos o interactivos a partir de los efectos combinados de la pérdida de cada grupo

funcional (Rinella *et al.* 2007; Hooper y Dukes 2010). En estos pastizales, tales efectos son todavía desconocidos.

Los objetivos particulares de este capítulo son:

1. Determinar si la influencia que ejercen los grupos funcionales nativos y exóticos sobre la magnitud de invasión, depende de la biomasa relativa que representan en el sistema (hipótesis de relación de masas) o si influyen a partir de rasgos clave distintos a su biomasa (hipótesis de identidad),
2. Evaluar si las remociones de grupos funcionales dentro de una misma forma de vida (pastos o dicotiledóneas) generan efectos aditivos sobre la invasión,
3. Estudiar la persistencia de la invasión de especies exóticas en el corto plazo (2 años) luego de cesados los disturbios de remoción de grupos funcionales,
4. Evaluar el impacto de la pérdida de distintos grupos funcionales sobre la dinámica de la comunidad.

2.2. MÉTODOS

2.2.1. Sitio de estudio

El experimento se llevó a cabo en un pastizal natural situado aproximadamente a 40km de la ciudad de Pila, provincia de Buenos Aires, Argentina (36° 16' S, 58° 15' W; 15 m s.n.m.). El promedio anual de precipitaciones es de 942 mm (SD = 177 mm), con picos en primavera y otoño. La temperatura media anual se encuentra en el rango de 8,2° en Julio y 21,8°C en Enero. Los suelos corresponden a Natraqualls de textura fina con 3,1% de materia orgánica y variables niveles de salinidad (0,8–6,8 dS m⁻¹) en el horizonte superficial del suelo (Lavado y Taboada 1987; Chaneton y Lavado 1996). La topografía extremadamente plana y el drenaje escaso determinan inundaciones frecuentes entre otoño y primavera, pero también son comunes las sequías en verano. (Lavado y Taboada 1987). El sitio de estudio no ha sido arado o fertilizado, y ha sido utilizado para pastoreo vacuno con una carga de 0,5–1 AU ha⁻¹, al menos durante los últimos 100 años.

La comunidad vegetal es representativa de pastizales mesofíticos húmedos de la parte central de la Pampa Deprimida (Perelman *et al.* 2001). La productividad primaria neta aérea es de 550 g m⁻² año⁻¹ con un pico a fin de primavera (Sala *et al.* 1981). El pastizal está compuesto por una diversidad de pastos invernales (C₃) y estivales (C₄) y varias dicotiledóneas de bajo crecimiento (Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002). Todas las especies nativas son perennes. Hay una sola leguminosa común (*Lotus glaber*) y no hay especies leñosas. Las especies exóticas representan el 24% (23 especies) de la riqueza local. Las principales gramíneas exóticas por su abundancia son *Lolium multifloru* y *Gaudinia fragilis* (ambas anuales).

Se definieron cinco grupos funcionales a partir de la forma de vida, la fenología y el origen de las especies. Éstas se agruparon en pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), dicotiledóneas nativas (DN), pastos exóticos (PE) y dicotiledóneas exóticas (DE). En estos pastizales, los pastos y las dicotiledóneas exóticas se encuentran activas

principalmente durante la estación fría (Perelman *et al.* 2007). Por su parte, las dicotiledóneas nativas comprenden tanto especies de invierno como de verano, pero fueron agrupadas debido a su baja biomasa. Las especies de invierno y verano superponen su crecimiento durante la primavera tardía y a comienzos del otoño (Sala *et al.* 1981; Perelman *et al.* 2007). Nuestro agrupamiento refleja en parte las respuestas de las especies a disturbios importantes de la región (pastoreo, inundación y sequía), así como el efecto de las especies en procesos claves como la productividad primaria aérea y la descomposición (ver Sala *et al.* 1981; Rusch y Oesterheld 1997; Garibaldi *et al.* 2007). El rango de dominancia de los grupos funcionales fue PNV 56% > PE 25% > PNI 12% > DE 4,5% > DN 2,5 %, basado en la biomasa aérea relativa; y para los objetivos de estudio fueron clasificados como dominantes (PNV), subordinados (PE, PNI) y raros (DE, DN). La riqueza local de especies fue PNV = 17 *spp.*, PE = 8 *spp.*, PNI = 21 *spp.*, DE = 15 *spp.* y DN = 33 *spp.*

En este sistema, la pérdida parcial o total de diferentes grupos funcionales puede resultar del manejo del pastizal o por la ocurrencia de disturbios naturales. Por ejemplo, el pastoreo durante la estación de invierno y primavera reduce los pastos nativos de invierno y puede promover la invasión de especies exóticas anuales (Rusch y Oesterheld 1997), aunque un mal manejo puede disminuir también la abundancia de especies exóticas forrajeras (Deregibus *et al.* 1994). Por el contrario, un pastoreo intensivo de verano estaría aumentando la invasión de dicotiledóneas exóticas a partir de una reducción de los pastos nativos de verano (Perelman *et al.* 2007). La aplicación de herbicidas es una técnica utilizada para promover los pastos de invierno de alta calidad forrajera, a partir de una reducción de la biomasa acumulada por los pastos nativos de verano, así como para remover malezas de hoja ancha no palatables (Rodríguez y Jacobo 2010). Por último, la exclusión del pastoreo y largos períodos de inundación, reducen casi por completo la biomasa de dicotiledóneas nativas y exóticas (Chaneton *et al.* 2002).

2.2.2. Diseño experimental

En Marzo de 2002, se establecieron 6 bloques experimentales completos, cada uno con 11 parcelas (3 m x 6 m) separadas por senderos de 1 m de ancho. Los bloques fueron ubicados al menos a 100 m de distancia entre sí. Los tratamientos (descritos más abajo) se asignaron de manera aleatoria dentro de cada bloque. El área experimental estuvo levemente pastoreada durante 2002-2003; y posterior a esa fecha, los bloques fueron clausurados al pastoreo durante el resto del período experimental. Los tratamientos de remoción se aplicaron desde Marzo 2002 a Diciembre 2004 (4 años). Las parcelas fueron muestreadas en Marzo 2003 y en Diciembre 2003, 2004, 2005 y 2007, siendo la última muestra tomada luego de dos años de recuperación post-disturbios, para evaluar la persistencia de los efectos de remoción. Las condiciones climáticas durante el curso del experimento fueron cercanas al promedio (precipitación anual = 974 ± 160 mm, 2002-2007), excepto por la temporada de 2004 la cual fue un año relativamente seco (c.820 mm).

Se establecieron siete tratamientos de remoción selectiva, tres de remoción aleatoria (no selectiva) y un control intacto. Los tratamientos de remoción selectiva involucraron la remoción individual de cada grupo funcional (PNV, PE, PNI, DE y DN) o de toda una forma de vida (PT = todos los pastos, DT = todas las dicotiledóneas). La inclusión de los dos últimos tratamientos permite examinar si la pérdida de grupos funcionales dentro de una misma forma

de vida genera efectos aditivos o interactivos sobre la invasión (objetivo 3). Estos tratamientos simulan los efectos de reducción drástica de grupos funcionales generados a partir de la aplicación de herbicidas (DT) o de pastoreo intensivo durante todo el período de crecimiento (PT) (Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002; Rodríguez y Jacobo 2010). Además, para probar si los efectos de la pérdida selectiva de grupos funcionales pueden ser explicados solamente por la cantidad de biomasa removida (Symstad 2000; Díaz *et al.* 2003), se crearon tres tratamientos de remoción extra en donde se removió el 60%, 20% o 5% de la biomasa de la comunidad de forma aleatoria (R60, R20 y R5 respectivamente), sin considerar la identidad de las especies. Estos niveles de remoción de biomasa se correspondieron de forma aproximada a la biomasa de los grupos funcionales dominantes, subordinados y raros respectivamente. La biomasa aérea total viva en los tratamientos Control promedió los 285 g m⁻² entre Diciembre 2003-2005.

La remoción de plantas se inició entre Marzo de 2002 y Diciembre 2002, usando una combinación de herbicidas (Dow Agrosiences, Buenos Aires) y por remoción manual en momentos críticos del período de crecimiento del grupo funcional seleccionado. Desde Enero 2003 a Diciembre 2005, los tratamientos se mantuvieron solamente con remoción manual generando una presión de disturbios durante 4 años. A partir de Diciembre 2005 los tratamientos se interrumpieron. Los pastos perennes fueron fumigados con un graminicida selectivo (Haloxifop), mientras que los pastos más resistentes fueron tratados con glifosato. Los pastos exóticos anuales fueron removidos manualmente. Las dicotiledóneas fueron eliminadas con aplicación puntual de herbicida (2,4-D) o por remoción manual. La aplicación de los herbicidas se realizó de forma puntual en un día calmo para evitar afectar especies no objetivo. El material vegetal muerto en pie correspondiente al grupo funcional seleccionado, fue cortado con tijera sobre el nivel del suelo y removido de la parcela. La manipulación de las plantas “objetivo” incluyó la remoción de todo el material aéreo vivo y las estructuras de reserva subterráneas cercanas a la superficie (raíces, rizomas, estolones), por medio de la utilización de herramientas que minimizaron el disturbio del suelo. Los tratamientos de remoción no selectiva se realizaron colocando 40 subparcelas circulares en cada parcela y ajustando el área dentro de cada círculo de acuerdo al tratamiento de remoción aleatoria (R60 = 0,27 m²; R20 = 0,09 m²; R5 = 0,025m²). Cada sub-parcela fue inicialmente tratada con glifosato (Mayo-Diciembre 2002) y luego se removió el material muerto. A partir del segundo año, la cantidad de biomasa removida en cada tratamiento dependió de la cantidad de biomasa removida en el tratamiento selectivo correspondiente (para cada bloque) y tendió a disminuir con el tiempo.

La biomasa aérea fue muestreada en las parcelas luego del primer año de manipulación (Marzo 2003) y en los picos de productividad durante el período de remociones (Diciembre 2003, 2004 y 2005). El muestreo se llevó a cabo al menos tres meses después de la fecha de remoción. Todas las parcelas (excepto por R5) fueron muestreadas nuevamente luego de dos años de haber cesado las remociones (Diciembre 2007). La biomasa se cosechó utilizando tijeras y removiendo todo el material vivo y muerto en pie incluido en dos marcos de 0,2 x 1m ubicados al menos a 2,5 m de distancia entre sí dentro de cada parcela. Los marcos para la cosecha fueron re-ubicados cada año para evitar parches previamente cosechados. La biomasa cosechada fue clasificada por especie (las partes vivas), muerto en pie y broza. Luego se secó a 60°C durante 48 h y se pesó (0,01 g). La biomasa aérea total, incluyendo el material muerto en pie y la broza, fue usada para determinar el nivel de disturbio alcanzado con la remoción de grupos funcionales, permitiendo la compensación por grupos funcionales remanentes.

El experimento aquí descrito, se realizó en forma previa al comienzo de la presente tesis y es producto de un trabajo de investigación que excede a esta tesis doctoral y al trabajo realizado por su autora, excepto por lo datos colectados en Diciembre de 2007 y en los análisis presentados en este capítulo, que es un trabajo realizado exclusivamente en el marco de la tesis doctoral. Este capítulo corresponde a la traducción en español de un artículo publicado (con algunas modificaciones de formato), y por lo tanto algunas de las ideas discutidas en él fueron contribución de los co-autores.

2.2.3. Análisis de datos

La biomasa correspondiente al período de remoción (2003-2005), se analizó con análisis de medidas repetidas, a través de un modelo mixto de ANOVA con los tratamientos como factor fijo (11 niveles), el bloque como factor aleatorio (6 niveles) y la fecha de muestreo como medida repetida (4 niveles). Los datos cumplieron con los supuestos de esfericidad para el ANOVA de medidas repetidas (Mauchley's test; StatSoft, Inc. 2007) y no fue necesaria una corrección de los grados de libertad. Los análisis utilizaron la biomasa de cada grupo funcional exótico como variable respuesta (Objetivo 1), pero también se evaluó la respuesta de grupos funcionales nativos, de manera de poder explicar en qué contexto de efectos se observa invasión. Las parcelas en las que el grupo funcional evaluado había sido removido, se excluyeron del análisis correspondiente a ese grupo funcional. Por ejemplo, para estudiar el efecto de la remoción de distintos grupos funcionales sobre las dicotiledóneas exóticas, no se consideraron las parcelas en las que éstas fueron removidas. Por lo tanto, los análisis comprendieron 9 niveles de tratamiento para los grupos funcionales exóticos. Además, se siguió el mismo procedimiento para analizar el efecto de todos los tratamientos sobre la biomasa total de la comunidad, de manera de poder estudiar el "impacto" generado por cada tratamiento.

Cuando se observó una interacción significativa de tratamientos x fecha ($p < 0,05$), se realizó un ANOVA con bloques dentro de cada fecha (von Ende 1993). Cuando estos análisis revelaron efectos significativos de los tratamientos, se realizaron contrastes *a priori* (1 gl) para evaluar el impacto de la remoción selectiva de cada grupo funcional (objetivo 1). Los contrastes se realizaron de forma separada para los tratamientos correspondientes a distintas categorías, incluyendo los grupos "dominantes" (PNV, R60), subordinados (PE, PNI, R20) o raros (DE, DN, R5) y su control de remoción correspondiente. Cada set de contrastes también incluyó el tratamiento control intacto (C). Primero se comparó el tratamiento de remoción con el control (por ejemplo PNV vs C); si ese contraste fue significativo ($p < 0,05$), se puso a prueba la diferencia de efectos entre el tratamiento de remoción selectiva y el control de remoción aleatoria correspondiente (por ejemplo PNV vs R60). En los casos en que hubo un efecto principal del tratamiento, se siguió el mismo protocolo para los contrastes pero agrupando la información de todas las fechas. Este procedimiento redujo una gran cantidad de comparaciones espurias. Una diferencia significativa entre la remoción selectiva de un grupo funcional y la remoción de biomasa equivalente en forma aleatoria, indicaría que la pérdida del grupo funcional removido tenía un efecto de identidad sobre la invasión, más allá del efecto de remover biomasa.

De acuerdo a la teoría de relación de masas (Grime 1998), se predijo que la remoción del grupo funcional dominante (PNV: pastos nativos de verano) generaría el mayor efecto

sobre la invasión (Objetivo 1). Se calculó entonces la magnitud de los efectos de remover cada grupo funcional sobre la biomasa de exóticas, usando la relación logarítmica LLR ($LLR = \ln[\text{tratamiento/control}]$) (Hedges, Gurevitch y Curtis 1999). Luego se realizó un ANOVA de modelo mixto con bloque aleatorio para evaluar las diferencias de LLR entre tratamientos de remoción selectiva (4 niveles) dentro de cada fecha de muestreo. Cuando el análisis mostró efecto de tratamientos, se realizaron contrastes *a priori* para comparar los efectos de remover el grupo dominante (PNV) vs. los subordinados (PE, PNI) y los efectos de éstos vs. el grupo raro (DN). Estos análisis se realizaron sólo para las dicotiledóneas exóticas en 2004 y 2005 como variable respuesta, debido a que en estas fechas se observó la invasión y que los pastos exóticos respondieron de forma transitoria y sólo ante la remoción de PNV (ver Resultados).

Para evaluar si la pérdida simultánea de los grupos funcionales correspondientes a una misma forma de vida genera efectos aditivos sobre la invasión (Objetivo 2), se calculó el efecto esperado de perder todos los grupos funcionales a partir de un modelo aditivo, $PT_{\text{esp}} = \text{PNV} + \text{PE} + \text{PNI}$ (efecto esperado de la remoción total de pastos sobre las dicotiledóneas exóticas) y $DT_{\text{esp}} = \text{DE} + \text{DN}$ (efecto esperado de la remoción total de dicotiledóneas sobre los pastos exóticos). Los valores esperados fueron comparados con los valores observados en los tratamientos de remoción de formas de vida (PT_{obs} y DT_{obs} , respectivamente) por medio de ANOVA con medidas repetidas (2003-2005) y ANOVA univariado (2007), seguido de los contrastes dentro de cada fecha. El rechazo de la hipótesis nula de aditividad sugeriría efectos sinérgicos o sub aditivos sobre la invasión. Los datos de biomasa fueron transformados con logaritmos cuando fue necesario para mejorar la normalidad de los residuales y reducir la heterogeneidad de variancias (prueba de Cochran's). Los análisis se realizaron a través del módulo de modelos lineales generales GLM de STATISTICA (StatSoft, Inc. 2007).

Los datos de Diciembre de 2007 permitieron evaluar la persistencia de los efectos sobre la invasión, luego de haber cesado las remociones (Objetivo 3). Para esto, los datos de esta fecha se analizaron en forma separada a través de un modelo mixto de ANOVA con bloque (efecto aleatorio). Luego se realizaron los contrastes como se explicó anteriormente. Estos análisis incluyeron todos los tratamientos para cada variable de respuesta, dado que también se quiso evaluar el grado de recuperación de cada grupo funcional en el tratamiento donde éste fue removido durante 2003-2005.

Finalmente, para evaluar si los cambios inducidos por las remociones alteraron la dinámica de las comunidades, se analizaron las trayectorias de la composición de las comunidades correspondientes a todos los tratamientos de remoción y al Control (Objetivo 4), por medio de un escalamiento multidimensional (NMDS; McCune y Mefford 1999). Para el análisis se utilizaron los valores promedio de biomasa por especie, colectados en cada tratamiento y en cada fecha, incluyendo el rebrote de los grupos removidos en cada tratamiento. Las especies que presentaron una frecuencia menor al 10% fueron excluidas. La matriz utilizada contuvo un total de 63 especies y 54 muestras (R5 no se muestreó en 2007). Las distancias de a pares entre tratamientos fueron calculadas con el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Los "puntajes" iniciales para el NMDS se obtuvieron a través de un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de la información original (Minchin 1987; McCune y Mefford 1999). Para evaluar diferencias de efectos de los tratamientos sobre la composición florística, se realizaron ANOVA para diseño en bloques y pruebas *t* apareadas.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Efectos de remoción sobre la biomasa aérea total de la comunidad

La remoción selectiva de grupos funcionales generó reducciones significativas de la biomasa aérea total de la comunidad, las cuales variaron según el grupo funcional removido (Tabla 2.1, Fig. 2.1). En promedio, la pérdida de los pastos nativos de verano (PNV) redujo un 60% de la biomasa aérea respecto de los tratamientos control durante los 4 años de remoción (Fig. 2.1a, ver contrastes en Tabla 2.2). Este efecto no fue distinto al generado por la remoción de biomasa aleatoria equivalente (PNV vs. R60, $P > 0,10$). La remoción de los pastos exóticos (PE) redujo la biomasa un 20% en promedio, pero este efecto sólo fue significativo en 2004-2005 y fue equivalente a remover de forma aleatoria un 20% de la biomasa aérea (PE vs. R20, $P > 0,10$; Fig. 2.1b). Ni la remoción de los pastos nativos de invierno (PNI) ni la de grupos raros (DE, DN) cambió de manera consistente la biomasa aérea total de la comunidad (Fig. 2.1b, c, Tabla 2.2).

2.3.2. Dinámica de la comunidad

Nos preguntamos si los efectos de remoción sobre el éxito de las especies exóticas influyó sobre la dinámica de toda la comunidad. El análisis de ordenamiento distinguió tratamientos de “alto” y “bajo” impacto sobre la composición de especies (Fig. 2.2), que se correspondieron con una mayor o menor remoción de biomasa respectivamente. Los tratamientos de bajo impacto se agruparon por fecha de remoción, y se separaron de los de alto impacto (PT, PNV, R60) a lo largo de todo el periodo de remociones (2003-2005). Un grupo diverso de dicotiledóneas exóticas, incluyendo la leguminosa *L. glaber*, estuvo negativamente relacionado al primer eje de ordenamiento, reflejando un aumento en su biomasa en los tratamientos de mayor impacto (Tabla 2.3). Por el contrario, los pastos nativos de verano aumentaron a lo largo del primer eje, siendo más abundantes en los tratamientos de bajo impacto y Control (Tabla 2.3).

	Biomasa total		Especies exóticas			Especies nativas			
	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>gl</i>	Grasses	Forbs	<i>gl</i>	Summer grasses	Winter grasses	Forbs
(A) Mr (2003–2005)									
Bloque	5; 50	2,01	5; 40	2,01	2,92*	5; 35	4,14**	4,99**	3,79**
Tratamiento remoción	10; 50	39,39***	8; 40	1,50	3,00*	7; 35	9,80***	4,80***	1,71
Fecha muestreo	3; 15	14,24***	3; 15	41,56***	33,56***	3; 15	19,86***	10,12***	25,52***
Tratamiento × Fecha	30; 150	3,04***	24; 120	1,96**	5,04***	21; 105	1,04	2,05**	1,39
(B) Efecto de remociones									
Verano 2003	10; 50	8,90***	8; 40	2,45*	5,98***	7; 35	n/a	3,24**	n/a
Primavera 2003	10; 50	24,32***	8; 40	1,62	0,56	7; 35	n/a	4,93***	n/a
Primavera 2004	10; 50	13,31***	8; 40	1,35	12,00***	7; 35	n/a	1,69	n/a
Primavera 2005	10; 50	18,62***	8; 40	1,37	5,62***	7; 35	n/a	3,37**	n/a
Primavera 2007	9; 45	3,66**	9; 45	1,15	7,32***	7; 35	2,66*	1,34	4,62***

n/a: no aplica luego que la interacción tratamiento x fecha no fue significativa.

*** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$

Tabla 2.1. ANOVA de medidas repetidas (A) y por fecha (B) para los efectos de remoción de biomasa selectiva y aleatoria sobre la biomasa aérea total, y la de los grupos funcionales nativos y exóticos durante el período de remoción (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio

(2007). Los números muestran los valores F y gl (numerador; denominador) de los análisis de medidas repetidas (4 fechas) y de los análisis de varianza por fecha.

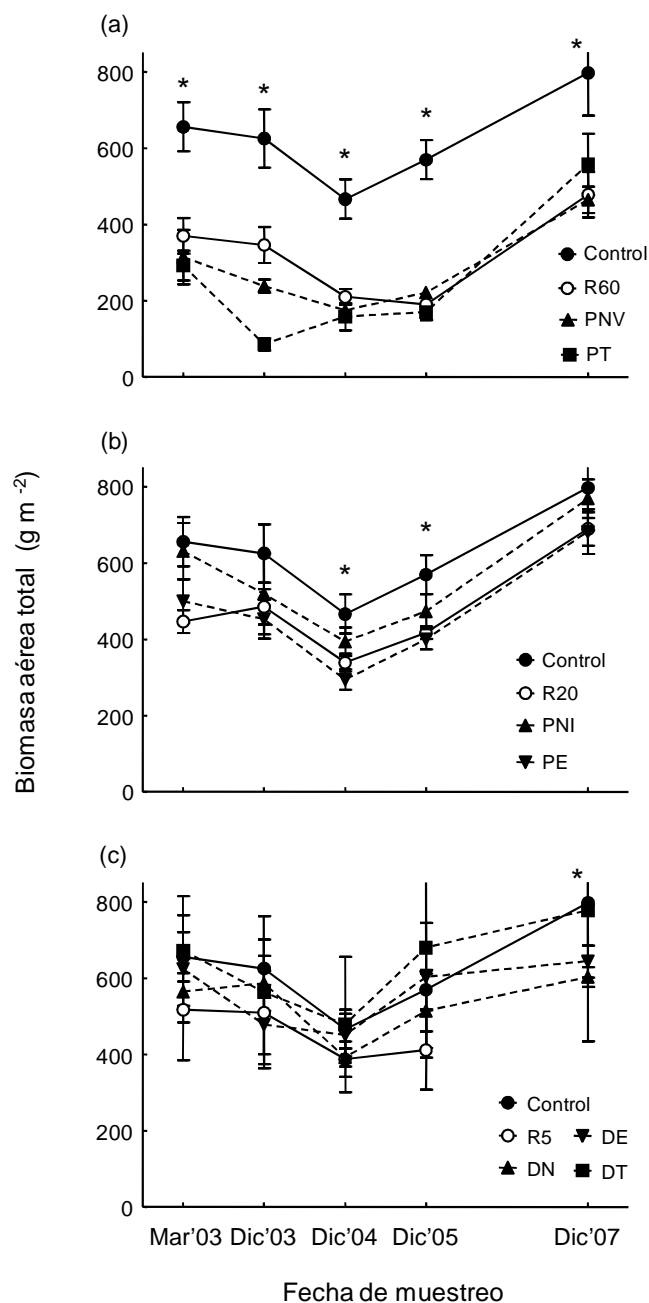


Fig. 2.1. Biomasa total de la comunidad (viva+muerta) en los tratamientos de remoción de grupos funcionales (a) dominante, (b) subordinados, y (c) raros. Los valores muestran el promedio \pm SE, $n = 6$. Tratamientos de remoción selectiva (símbolos llenos, líneas punteadas) se comparan con el control intacto (círculos llenos, líneas enteras) y con los tratamientos de remoción aleatoria (círculos vacíos, líneas enteras). PNV: pastos nativos de verano, PNI: pastos nativos de invierno, PE: pastos exóticos, DN: dicotiledóneas nativas, DE: dicotiledóneas exóticas, PT: todos los pastos, TF: todas las dicotiledóneas. Remoción aleatoria de biomasa: R60 = 60%, R20 = 20% y R5 = 5%. Los asteriscos muestran efectos significativos de los tratamientos de remoción selectiva para cada fecha (contrastes, $P < 0,05$).

Biomasa total de la comunidad										
Contrastes	Verano '03		Primavera '03		Primavera '04		Primavera '05		Primavera '07	
	$F_{1/50}$	P	$F_{1/50}$	P	$F_{1/50}$	P	$F_{1/50}$	P	$F_{1/45}$	P
Grupo dominante										
PNV vs C	30,02	<0,001	31,50	<0,001	35,70	<0,001	36,18	<0,001	14,10	<0,001
PNV vs R60	2,30	0,136	4,23	<0,05	1,28	0,264	0,89	0,349	0,02	0,880
R80 vs C	15,70	<0,001	12,65	<0,01	23,47	<0,001	48,45	<0,001	12,98	<0,01
Grupos subordinados										
PE vs C	3,59	0,064	3,59	0,064	7,58	<0,01	4,90	<0,05	1,69	0,200
PE vs R20	n/a		n/a		0,84	0,364	0,10	0,750	n/a	
PNI vs C	0,13	0,717	2,10	0,153	0,97	0,329	1,57	0,216	0,11	0,746
PNI vs R20	n/a		n/a		n/a		n/a		n/a	
R20 vs C	6,26	<0,05	2,02	0,161	3,38	0,072	3,58	0,064	1,49	0,228
Grupos raros										
DE vs C	0,11	0,743	2,28	0,137	0,00	0,958	0,12	0,725	2,96	0,092
DE vs R5	n/a		n/a		n/a		n/a		n/a	
DN vs C	0,94	0,336	0,15	0,699	0,84	0,364	0,09	0,768	4,81	<0,05
DN vs R5	n/a		n/a		n/a		n/a		n/d	
R5 vs C	2,59	0,114	1,25	0,268	0,95	0,334	4,59	<0,05	n/d	

Tabla 2.2. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre la biomasa aérea total de la comunidad durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbios (2007). Los contrastes se realizaron luego de observar efectos significativos en el ANOVA ($P < 0,05$) realizado para cada fecha. Los tratamientos comprenden la remoción selectiva de pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno (PNI), pastos exóticos (PE), dicotiledóneas exóticas (DE), o dicotiledóneas nativas (DN), y una remoción aleatoria de biomasa equivalente al 60% (R60), 20% (R20) o 5% (R5) de la biomasa de la comunidad, o control intacto (C). Los contrastes que fueron significativos se señalan en negrita ($P < 0,05$). n/a: no aplica, luego que el tratamiento de remoción vs control (C) no fue significativo a $P < 0,05$. n/d: dato no disponible para R5 en 2007.

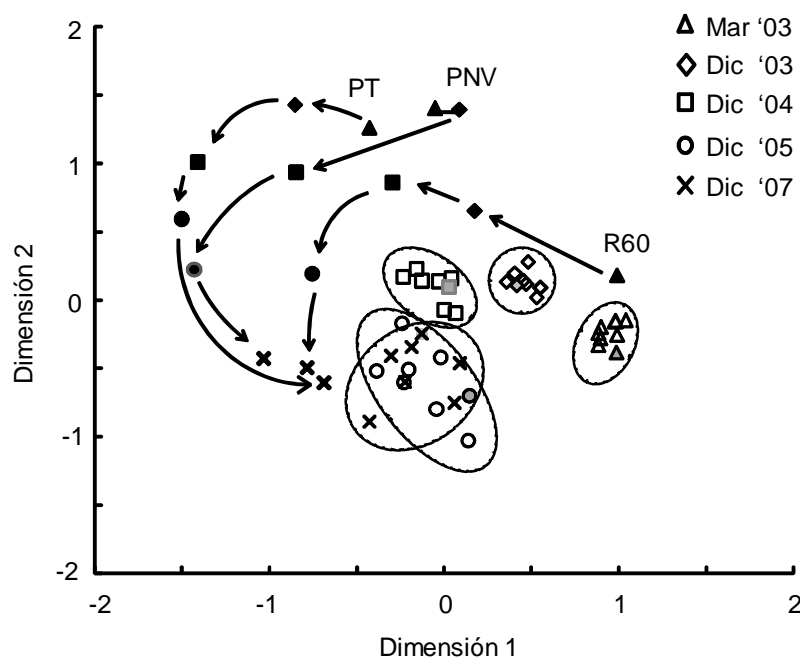


Fig. 2.2. Escalamiento multidimensional (NMS) de los tratamientos de remoción y el control a lo largo del período experimental. Los símbolos representan distintas fechas de muestreo. Las flechas muestran la trayectoria temporal de las comunidades para los tratamientos de “mayor impacto” (símbolos llenos). Las elipses agrupan los tratamientos de “menor impacto” (símbolos vacíos) y los controles intactos (símbolos grises). Estrés = 0,116. Los acrónimos como en la Fig. 2.1.

El escalamiento multidimensional separó dos grupos de tratamientos con alto y bajo impacto sobre la composición de especies (Fig. 2.2). Para el período 2003-2005, la distancia florística promedio entre los tratamientos de remoción y los tratamientos control fueron distintas según el grupo removido ($F_{4, 36} = 28,7$; $P < 0,0001$). La remoción de los pastos nativos de verano (PNV) generó un impacto mayor sobre la composición de especies respecto de cualquier otro grupo funcional ($F_{1, 36} = 114,01$; $P < 0,001$; Fig. 2.2). Aún más, el efecto de la remoción de PNV (2003-2005, distancia promedio respecto del control = 0,751) fue mayor al generado por su respectivo control de remoción aleatoria (distancia promedio = 0,536; t apareada = 3,38; $P < 0,01$, $gl = 9$). Los efectos de remover los grupos subordinados o los raros sobre la composición de especies, no fueron diferentes entre sí (distancia promedio respecto del control = 0,38-0,42) y fueron similares a aquellos de remoción aleatoria equivalente (distancia promedio = 0,37-0,41, todas las pruebas con $P > 0,10$; Fig. 2.2). La remoción total de pastos (PT) cambió la composición de especies (distancia promedio al control = 0,812), pero el efecto no fue distinto a remover los PNV ($t = 2,08$; $P < 0,07$, $gl = 9$; ver Fig. 2.2).

Tabla 2.3. Contribución de especies nativas y exóticas sobre los primeros dos ejes del escalamiento multidimensional. Los valores corresponden al coeficiente de correlación de Pearson entre la biomasa de la especie y el valor de la muestra en cada eje de ordenamiento (NMS 1 y 2). Sólo se muestran las especies con correlación significativa y una frecuencia > 40% en todo el conjunto de datos. N: nativo, E: exótico, G: graminoide, D: dicotiledónea, I: invierno, V: verano, A: anual, L: leguminosa. *** $P < 0,01$; ** $P < 0,02$; * $P < 0,05$ (prueba de dos colas, $n = 54$).

Nombre de la especie	N/E	G/D	F (%)	NMS-1	P	NMS-2	P
<i>Plantago lanceolata</i>	E	D	89	-0,656	***	0,142	
<i>Linum hussitatisimum</i> ^A	E	D	81	-0,594	***	0,160	
<i>Lotus glaber</i> ^L	E	D	100	-0,454	***	0,344	**
<i>Leontodon taraxacoides</i>	E	D	80	-0,381	***	0,518	***
<i>Centaurium pulchellum</i> ^A	E	D	70	-0,378	***	0,432	***
<i>Bupleurum tenuissimum</i> ^A	E	D	67	-0,190		-0,330	*
<i>Gaudinia fragilis</i> ^A	E	GI	80	-0,257		-0,546	***
<i>Lolium multiflorum</i> ^A	E	GI	100	0,084		0,313	*
<i>Eryngium ebracteatum</i>	N	D	94	-0,341	**	0,300	*
<i>Ambrosia tenuifolia</i>	N	D	85	-0,148		-0,343	**
<i>Eclipta bellidioides</i>	N	D	48	-0,033		-0,410	***
<i>Danthonia montevidensis</i>	N	GI	74	-0,327	**	-0,430	***
<i>Chaetotropis elongata</i>	N	GI	98	-0,327	**	-0,397	***
<i>Carex phalaroides</i>	N	GI	72	-0,297	*	-0,393	***
<i>Sysirinchium pratense</i>	N	GI	72	-0,291	*	0,025	
<i>Cypella herbertii</i>	N	GI	100	0,085		-0,310	*
<i>Eleocharis viridans</i>	N	GI	100	0,556	***	-0,157	
<i>Panicum bergi</i>	N	GV	67	-0,306	*	-0,203	
<i>Setaria geniculata</i>	N	GV	100	-0,054		-0,268	*
<i>Sporobolus indicus</i>	N	GV	94	0,082		-0,523	***
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	N	GV	96	0,258		-0,579	***
<i>Panicum gounii</i>	N	GV	94	0,498	***	-0,198	
<i>Paspalum dilatatum</i>	N	GV	100	0,678	***	-0,446	***
<i>Paspalum vaginatum</i>	N	GV	96	0,680	***	-0,234	
<i>Panicum milioides</i>	N	GV	96	0,698	***	-0,229	
<i>Leersia hexandra</i>	N	GV	100	0,783	***	-0,096	
<i>Paspalidium paludivagum</i>	N	GV	100	0,808	***	-0,229	

Las diferencias en la composición de especies entre los tratamientos de alto y bajo impacto, disminuyeron luego de dos años de cesados los disturbios (Fig. 2.2: 2007). Este patrón convergente, refleja la disminución en biomasa de las dicotiledóneas exóticas en aquellos tratamientos de mayor impacto, y un aumento de los pastos nativos de invierno a lo largo de todo el experimento (ver Tabla 2.4., Fig. 2.3). Aún así, los tratamientos de alto impacto

mostraron diferencias respecto del Control sin remoción (distancia promedio en 2007 = 0,676-0,859). En particular, los pastos nativos de verano permanecieron con la mitad de la abundancia en el tratamiento PNV respecto del Control sin remoción (t apareada = 3,16; $P = 0,025$; $gl = 5$), aún luego de dos años de recuperación.

2.3.3. Efectos sobre los grupos funcionales nativos

Los tratamientos de remoción tuvieron poco efecto sobre los grupos funcionales nativos (Tabla 2.1, Fig. 2.3). Los efectos de bloque indicaron una importante variación espacial en la abundancia de los tres grupos nativos en la escala del experimento. La biomasa de los pastos nativos de verano se redujo en todos los tratamientos de remoción aleatoria (Fig. 2.3a-c, Tabla 2.4). Más aún, los pastos nativos de verano fueron afectados negativamente por la remoción de los pastos exóticos durante los años 2003 a 2005 (Fig. 2.3b), aunque este efecto no fue distinto del generado por una cantidad equivalente de remoción aleatoria (PE vs. R20: $P > 0,10$; Tabla 2.4). Por otro lado, los pastos nativos de invierno disminuyeron ligeramente ante la remoción de los pastos nativos de verano en la primavera de 2003 (Tablas 2.1, 2.4, Fig. 2.3d). Además, este efecto fue similar al de remover aleatoriamente una cantidad equivalente de biomasa (PNV vs. R60: $P > 0,10$). La remoción de grupos funcionales no afectó la biomasa aérea de las dicotiledóneas nativas (Tabla 2.1, Fig. 2.3g-i).

2.3.4. Efectos sobre los grupos funcionales exóticos

Los tratamientos tuvieron poco impacto sobre la biomasa aérea de los pastos exóticos (Tablas 2.1, 2.5, Fig. 2.4a-c). Por el contrario, la remoción selectiva de grupos funcionales afectó positivamente la biomasa de las dicotiledóneas exóticas, y ésta aumentó con el tiempo (Tabla 2.1, Fig. 2.4d-f). La remoción de pastos nativos de verano (PNV) promovió fuertemente a las dicotiledóneas exóticas luego de tres años de tratamiento (Fig. 2.4d, Tabla 2.5). Este efecto fue mayor al generado por la remoción aleatoria de un 60% de biomasa, lo cual sugiere un efecto debido a rasgos particulares de este grupo funcional independientes de su biomasa (PNV vs. R60: $P < 0,01$, para 2004 y 2005).

La remoción de grupos subordinados también aumentó la biomasa de dicotiledóneas exóticas respecto del control intacto. La pérdida de pastos exóticos (PE) promovió a las dicotiledóneas exóticas luego de tres años de tratamiento; mientras que la remoción de pastos nativos de invierno (PNI) tuvo efectos similares luego de 4 años (Fig. 2.4e, Tabla 2.5). Estos efectos no fueron distintos a los de remover cantidades equivalentes de biomasa de forma aleatoria (PE o PNI vs. R20 $P > 0,10$). Dado que la remoción de pastos exóticos tuvo efectos negativos sobre la biomasa de pastos nativos de verano (PNV, Fig. 2.3b, Tabla 2.4), se analizaron nuevamente los efectos de la pérdida de pastos subordinados incluyendo a la biomasa de pastos nativos de verano como covariable. La remoción de pastos subordinados aumentó la biomasa de dicotiledóneas exóticas independientemente de la biomasa de pastos estivales (2003 -2005 $F_{3, 14} = 3,1-5,6$; $P < 0,06-0,01$; ANCOVA por fecha de muestreo); y este efecto se debió a la pérdida de pastos exóticos (todas las fechas PE vs. C: $P < 0,05$) o pastos nativos de invierno (2005 PNI vs. C: $P < 0,01$).

Tabla 2.4. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre los grupos funcionales nativos, durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio (2007). Los contrastes se realizaron cuando el ANOVA con medidas repetidas no mostró un efecto significativo a través de las fechas (tratamiento \times fecha $P > 0,10$), o cuando el ANOVA para cada fecha mostró un efecto significativo del tratamiento ($P < 0,05$). Los contrastes que fueron significativos se señalan en negrita ($P < 0,05$). Los acrónimos como en la Tabla 2.2.

Contrastes	Pastos nativos de verano						Pastos nativos de invierno						Dicotiledóneas nativas	
	Mr '03-05			Primavera '07			Verano '03			Primavera '03			Primavera '05	
	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P	$F_{1/35}$	P
Grupo dominante														
PNV vs C	n/c		9,31	<0,01	0,04	0,851	0,04	0,851	10,39	<0,01	0,00	0,985	4,45	<0,05
PNV vs R60	n/c		n/a		n/a		n/a		1,03	0,317	n/a		3,88	0,057
R60 vs C	49,10	<0,001	0,13	0,717	1,68	0,203	1,68	0,203	4,88	<0,05	12,98	<0,01	0,02	0,890
Grupos subordinados														
PE vs C	10,93	<0,01	2,24	0,143	3,98	0,054	3,98	0,054	2,55	0,120	0,32	0,576	2,03	0,163
PE vs R20	0,00	0,958	n/a		n/a		n/a		n/a		n/a		n/a	
PN1 vs C	2,50	0,123	0,54	0,466	n/c		n/c		n/c		n/c		0,27	0,606
PN1 vs R20	n/a		n/a		n/c		n/c		n/c		n/c		n/a	
R20 vs C	11,28	<0,01	0,08	0,776	4,79	<0,05	4,79	<0,05	0,01	0,939	0,03	0,876	7,91	<0,01
Grupos raros														
DE vs C	1,66	0,206	0,46	0,501	2,06	0,160	2,06	0,160	0,03	0,855	1,51	0,228	0,13	0,724
DE vs R5	n/a		n/a		n/a		n/a		n/a		n/a		n/d	
DN vs C	0,28	0,598	0,02	0,883	0,15	0,702	0,15	0,702	0,59	0,450	0,30	0,589	2,94	0,095
DN vs R5	n/a		n/d		n/a		n/a		n/a		n/a		n/d	
R5 vs C	8,47	<0,01	n/d		0,07	0,792	0,07	0,792	0,02	0,879	0,04	0,835	n/d	

n/a: no aplica, luego que el tratamiento de remoción vs control (C) no fue significativo a $P < 0,05$. n/d: dato no disponible para R5 en 2007.

n/c: no corresponde prueba estadística durante el período de remociones.

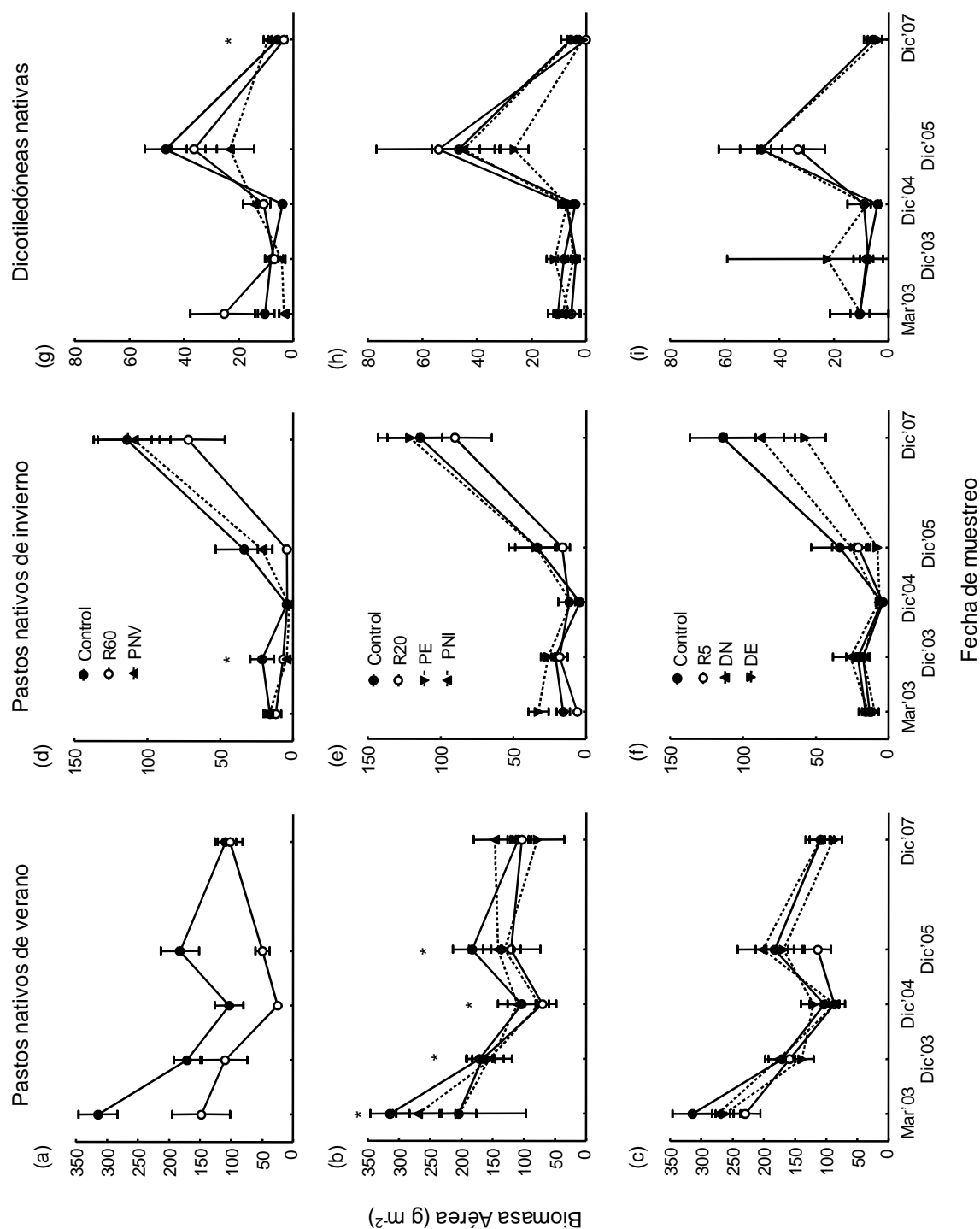


Fig. 2.3. Biomasa de los pastos nativos de verano (a–c), pastos nativos de invierno (d–f) y dicotiledóneas nativas (g–i), a partir de la remoción de los grupos dominante (a, d, g), subordinados (b, e, h) y raros (c, f, i). Los datos muestran el valor promedio \pm SE, $n = 6$. Cada tratamiento selectivo (símbolos llenos, líneas punteadas) se compara con el control intacto (círculo lleno, línea entera) y con el tratamiento de remoción aleatoria de una cantidad equivalente de biomasa (círculo vacío, línea entera). Los símbolos muestran los tratamientos para cada fila; acrónimos como en la Fig. 2.1. Los asteriscos muestran efectos significativos de las remociones selectivas para cada fecha ($P < 0,05$). Notar cambios de escala en eje y.

Tabla 2.5. Contrastes para los efectos de la remoción selectiva de grupos funcionales y remoción aleatoria de biomasa, sobre los grupos funcionales exóticos, durante el período experimental (2003–2005) y luego de dos años de recuperación post-disturbio (2007). Los contrastes se realizaron luego de observar efectos significativos en el ANOVA ($P < 0,05$) realizado para cada fecha. Los contrastes que fueron significativos se señalan en negrita ($P < 0,05$). Los acrónimos como en la Tabla 2.2.

Contrastes	Dicotiledóneas exóticas						Pastos exóticos	
	Verano '03			Primavera '05			Primavera '07	
	$F_{1/40}$	P	$F_{1/40}$	P	$F_{1/40}$	P	$F_{1/40}$	P
Grupo dominante								
PNV vs C	12,48	< 0,01	26,11	< 0,001	40,25	< 0,001	14,66	< 0,001
PNV vs R60	14,08	< 0,01	13,91	< 0,01	7,52	< 0,01	0,05	0,825
R60 vs C	0,05	0,827	1,91	0,175	12,98	< 0,01	16,41	< 0,001
Grupos subordinados								
PE vs C	0,00	0,972	6,27	< 0,05	9,74	< 0,01	0,01	0,919
PE vs R20	n/a		1,61	0,212	0,00	0,964	n/a	n/c
PNI vs C	2,75	0,105	1,73	0,196	11,13	< 0,01	0,05	0,833
PNI vs R20	n/a		n/a		0,03	0,866	n/a	n/a
R20 vs C	1,59	0,214	1,52	0,224	10,03	< 0,01	0,05	0,817
Grupos raros								
DE vs C	n/c		n/c		n/c		0,01	0,913
DE vs R5	n/c		n/c		n/c		n/d	n/a
DN vs C	3,59	0,065	6,71	< 0,05	7,39	< 0,05	0,14	0,710
DN vs R5	n/a		27,38	< 0,001	0,08	0,772	n/d	n/a
R5 vs C	1,56	0,219	6,98	< 0,05	9,06	< 0,01	n/d	0,04

n/a: no aplica, luego que el tratamiento de remoción vs control (C) no fue significativo a $P < 0,05$. n/d: dato no disponible para R5 en 2007.
n/c: no corresponde prueba estadística durante el período de remociones.

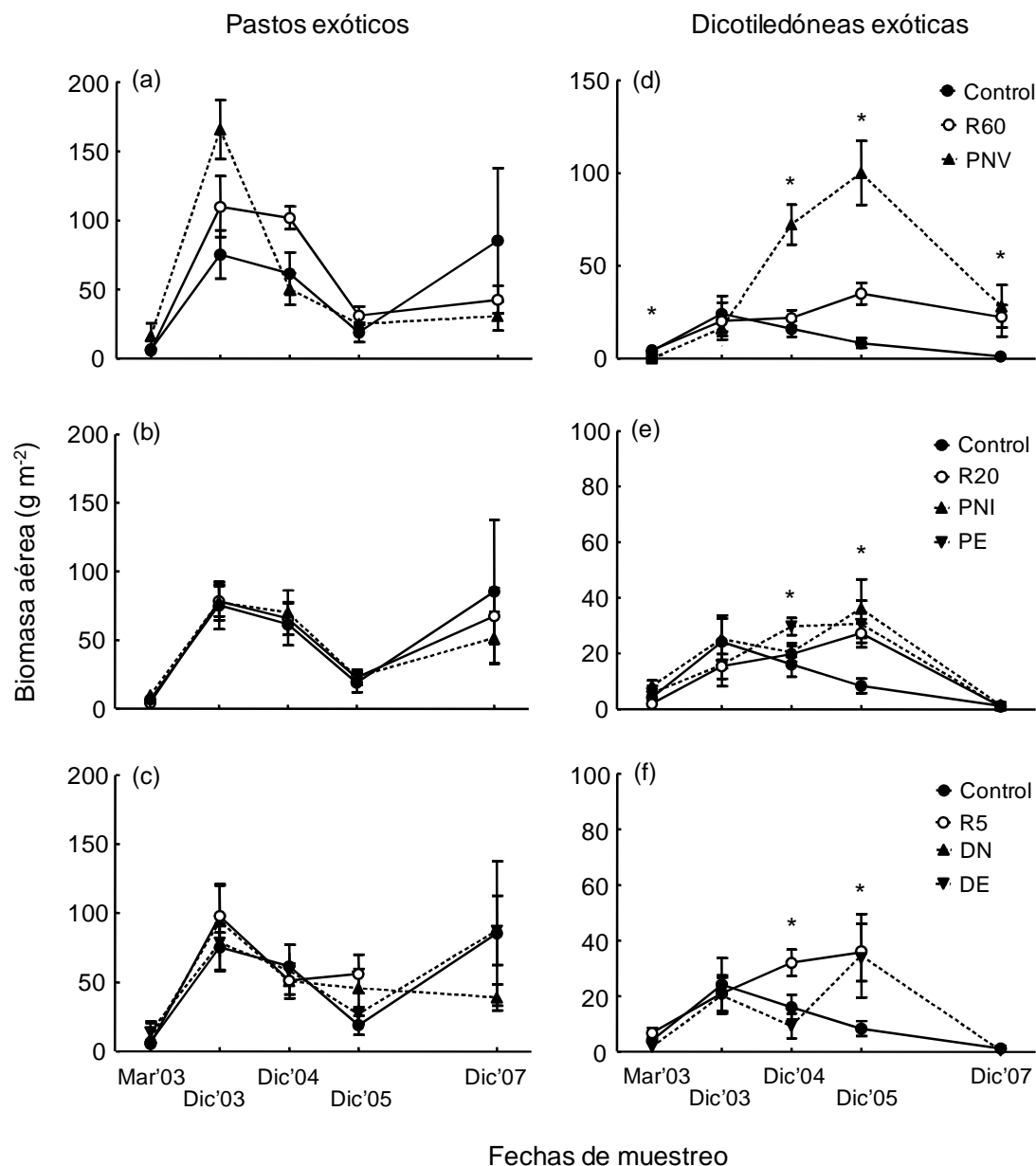


Fig. 2.4. Biomasa de pastos exóticos (a–c) y dicotiledóneas exóticas (d–f) en los tratamientos de remoción de grupos funcionales dominante (a, d), subordinados (b, e) y raros (c, f). Los datos muestran el valor promedio \pm SE, $n = 6$. Cada tratamiento selectivo (símbolos llenos, líneas punteadas) se compara con el control intacto (círculo lleno, línea entera) y con el tratamiento de remoción aleatoria de una cantidad equivalente de biomasa (círculo vacío, línea entera). Los símbolos muestran los tratamientos para cada fila; acrónimos como en la Fig. 2.1. Los asteriscos muestran efectos significativos de las remociones selectivas para cada fecha ($P < 0,05$). Notar cambios de escala en eje y.

La remoción de dicotiledóneas nativas (DN) tuvo efectos disímiles sobre las dicotiledóneas exóticas, dependiendo del año de estudio (Fig. 2.4f). En 2004, la pérdida de DN disminuyó ligeramente la biomasa de dicotiledóneas exóticas, mientras que remover un 5% de biomasa en forma aleatoria (R5) la aumentó (DN vs. R5: $P < 0,001$, Tabla 2.5). En cambio, en 2005, la remoción de DN aumentó marcadamente la biomasa de dicotiledóneas

exóticas, de manera similar al generado por R5 (Tabla 2.5, Fig. 2.4f). El efecto de R5 fue igual luego de haber ajustado por las diferencias de biomasa de pastos nativos de verano (DN vs C: $P < 0,05$ y DN vs R5: $P = 0,66$, luego de ANCOVA).

El impacto relativo de la remoción de grupos funcionales sobre la invasión de dicotiledóneas exóticas varió según la abundancia de cada grupo funcional removido (Fig. 2.5). Para 2004 y 2005, el tamaño de efecto de remover los pastos nativos de verano fue mayor al generado por la remoción de pastos subordinados (PNV vs. PE + PNI]: 2004 $F_{1, 15} = 6,2$; $P < 0,025$ y 2005 $F_{1, 15} = 12,7$; $P < 0,003$). Sin embargo, la remoción de grupos subordinados generó efectos similares sobre las dicotiledóneas exóticas, respecto de los observados al remover las dicotiledóneas nativas ([PE + PNI] vs DN: 2004 $F_{1, 15} = 1,97$; $P < 0,20$; 2005 $F_{1, 15} = 0,7$; $P < 0,42$), aunque los efectos de remover DN cambiaron entre años (Fig. 2.5).

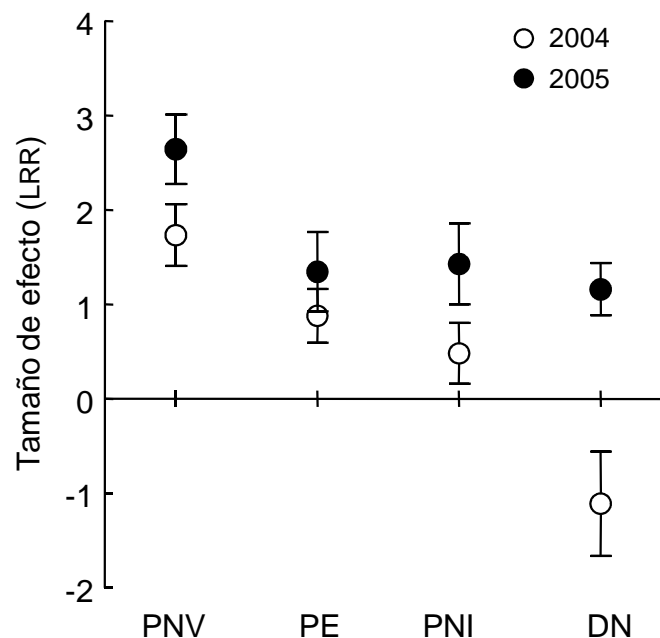


Fig. 2.5. Comparación del tamaño de los efectos (LRR) generados por la remoción selectiva de cada grupo funcional sobre la biomasa de dicotiledóneas exóticas, luego de 3 y 4 años de manipulación (2004–2005 respectivamente). Los valores muestran el promedio \pm SE ($n = 6$ bloques). Acrónimos de los tratamientos como en la Fig. 2.1.

2.3.5. Efectos de la remoción de formas de vida

La remoción de todos los pastos (PT) cambió sustancialmente la composición de especies (2003–2005, distancia promedio con el control = 0,812, Fig. 2.2). Este efecto fue mayor respecto del generado por remover un 60% de biomasa de forma aleatoria (t apareada = 6,58; $P < 0,0001$; $gl = 9$), aunque se diferenció marginalmente del efecto generado por la remoción selectiva de PNV (t apareada = 2,08; $P < 0,07$; $gl = 9$). La remoción de PT aumentó

la biomasa de dicotiledóneas exóticas luego de tres años de manipulación (PT vs. C: $F_{1,40} = 28,7$; $P < 0,001$; 2005 $F_{1,40} = 21,4$; $P < 0,001$; Fig. 2.6a). Sin embargo, el efecto generado por la remoción de todos los pastos (PT) fue menor al esperado según lo observado por la suma de los efectos individuales (PT_{obs} vs PT_{exp}: $F_{1,5} = 210,8$; $P < 0,0001$). La magnitud de este efecto sub aditivo, aumentó con el tiempo ($F_{3,15} = 5,0$; $P < 0,014$; Fig. 2.6a), excepto por 2004 ($P > 0,10$).

La remoción de todas las dicotiledóneas (DT) produjo cambios relativamente pequeños sobre la composición de especies (distancia media con el control = 0,419), la cual no fue diferente de los efectos individuales generados por remover selectivamente a las dicotiledóneas nativas o a las exóticas (t apareada: $P < 0,82$). Además la remoción total de dicotiledóneas, sólo generó efectos transitorios sobre los pastos exóticos en Marzo 2003 (DT vs. C: $F_{1,40} = 8,8$; $P < 0,01$; Fig. 2.6b). El efecto de remover todas las dicotiledóneas sobre los pastos exóticos, no fue diferente de la sumatoria de los efectos observados al remover cada grupo de dicotiledóneas por separado (DT_{obs} vs DT_{exp}: $F_{1,5} = 2,16$; $P < 0,20$; tratamiento x fecha $F_{3,15} = 2,61$; $P < 0,09$; ver Fig. 2.6b).

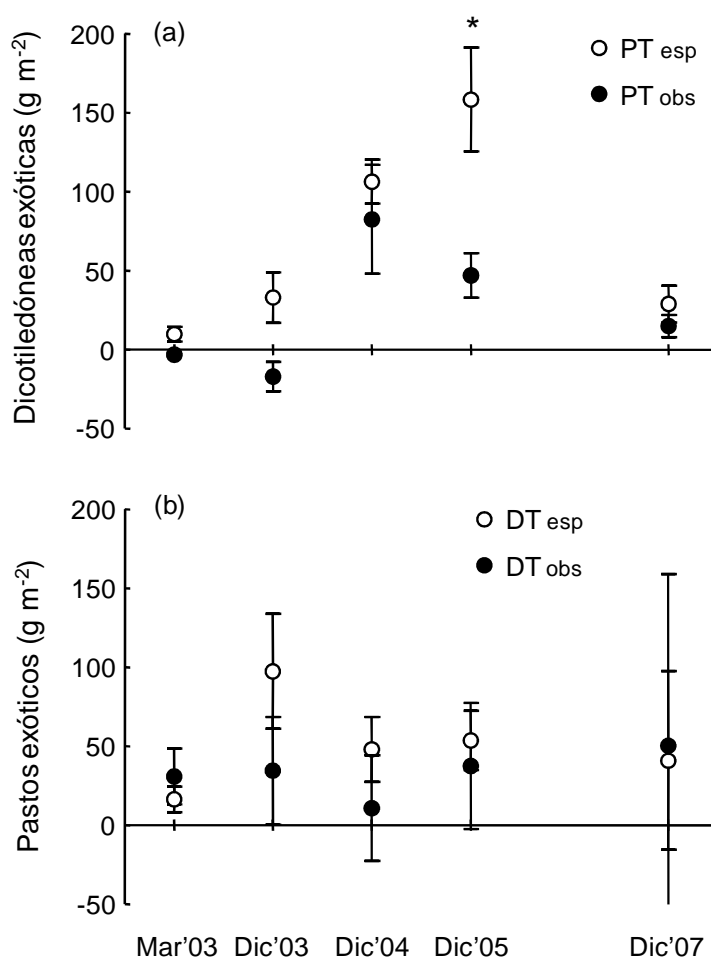


Fig. 2.6. Biomasa de dicotiledóneas exóticas (a) y pastos exóticos (b) generada por la remoción de todos los pastos y todas las dicotiledóneas, respectivamente. Los valores observados correspondientes

a cada tratamiento de remoción (PT_{obs} y DT_{obs}) se comparan con los valores esperados calculados a partir de un modelo lineal aditivo de la remoción selectiva de cada grupo funcional ($PT_{esp} = PNV + PE + PNI$ y $DT_{esp} = DN + DE$; acrónimos como en la Fig. 2.1). Los valores muestran el promedio \pm SE ($n = 6$ bloques) de las diferencias entre el tratamiento de remoción y el control intacto. Una diferencia significativa ($*P < 0,05$) entre el observado y el esperado, indican efectos no aditivos de la pérdida de grupos funcionales sobre la invasión.

2.3.6. Resiliencia de la comunidad posterior a las remociones

Luego de dos años sin remociones, los pastos nativos de verano permanecían con baja abundancia (50% respecto del control) en el tratamiento donde fueron removidos (PNV) (Fig. 2.7, Tabla 2.6), pero alcanzaron los valores del control en los demás tratamientos (Fig. 2.3a-c). La biomasa de los pastos nativos de invierno, pastos exóticos, dicotiledóneas nativas y dicotiledóneas exóticas en los tratamientos donde fueron removidos, recuperaron los valores a los niveles observados en el control (Fig. 2.7, Tablas 2.4, 2.5). Los pastos nativos de invierno aumentaron considerablemente a lo largo del período experimental, y llegaron a co-dominar con los pastos nativos de verano (Figs. 2.3d-f, Tabla 2.2).

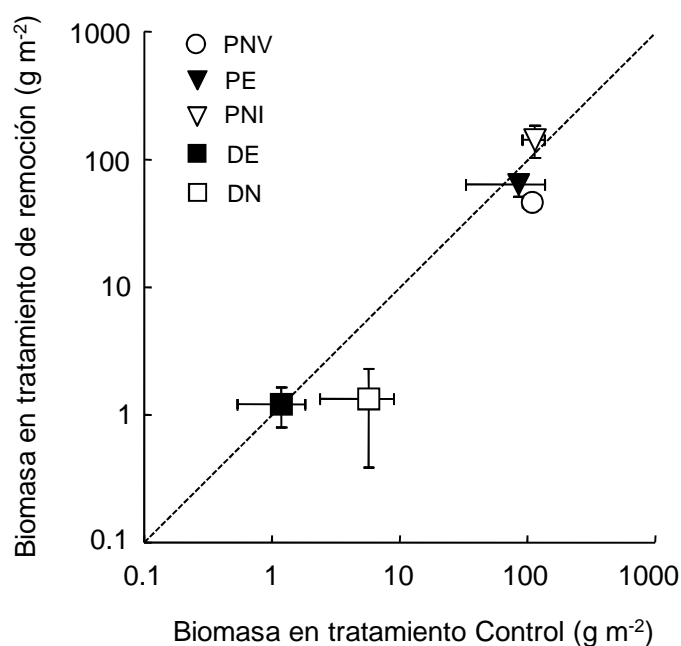


Fig. 2.7. Biomasa en tratamiento Control ($g\ m^{-2}$) Promedio de la biomasa aérea de cada grupo funcional en los tratamientos donde fueron removidos y en el control, medido en 2007 luego de dos años sin remoción. Los acrónimos como en la Fig. 2.1

En la primavera de 2007, la biomasa total de la comunidad todavía dependía del grupo funcional removido (Tabla 2.1, Fig. 2.1). Tanto la remoción de los pastos nativos de verano como la remoción aleatoria de un 60% de la biomasa, disminuyeron la biomasa aérea en un 40% respecto del control; mientras que el efecto de remover los pastos exóticos se borró durante los primeros dos años de cesado los disturbios (Fig. 2.1a, b, Tabla 2.2). Las diferencias en la composición florística observada entre los tratamientos de mayor y menor impacto, tendió a disminuir (Fig. 2.2). Sin embargo, los tratamientos de alto impacto y su

control de remoción (PT, PNV, R60) continuaron siendo florísticamente distintos (0,676-0,859), mientras que los tratamientos de menor impacto fueron florísticamente similares a los controles sin remoción a lo largo de todo el experimento (distancia media anual = 0,193-0,319; Fig. 2.2).

Llamativamente, en 2007, todavía se veía el efecto de haber removido los pastos nativos de verano (PNV) sobre la invasión de dicotiledóneas exóticas (Fig. 2.4d, Tabla 2.5). Estos efectos fueron similares a los observados en el control de remoción correspondiente (PNV vs. R60: $P > 0,05$). También se observó un efecto positivo de haber removido los PNV sobre las dicotiledóneas nativas (Fig. 2.3, Tabla 2.5). Por el contrario, los efectos de la remoción de grupos subordinados y raros que fueron observados durante el período de manipulación, ya no fueron visibles en 2007 (Fig. 2.4e, f, Tabla 2.5). Por último, la remoción conjunta de todos los pastos todavía mostró un efecto positivo y aditivo sobre la invasión de dicotiledóneas exóticas (2007 PT vs C: $F_{1,45} = 10,4$; $P < 0,01$; PT_{obs} vs PT_{exp}: $F_{1,5} = 2,19$; $P < 0,20$; Fig. 2.6a).

2.4. DISCUSIÓN

Los resultados del experimento muestran que la remoción selectiva de grupos funcionales afecta la magnitud de invasión por medio de efectos de dominancia y de identidad (Sala *et al.* 1996; Grime 1998; Wardle *et al.* 2008). La invasión por especies exóticas ya establecidas, dependió en gran medida por la cantidad de biomasa inicial del grupo removido. Sin embargo, la remoción del grupo funcional dominante causó un aumento de la invasión aún mayor del esperado a partir de su biomasa relativa en la comunidad. Este resultado sugiere que pueden existir algunas características particulares de las especies del grupo funcional dominante, que contribuyen a mejorar el control biótico de la invasión en estos pastizales. El presente estudio apoya la idea de que la composición de grupos funcionales juega un rol importante en determinar la resistencia a la invasión (Symstad 2000; Emery y Gross 2006; Hooper y Dukes 2010; Byun *et al.* 2013).

2.4.1. Efectos de dominancia y de identidad sobre la invasión

La remoción de pastos nativos de verano, el grupo funcional dominante de este pastizal, generó el mayor impacto sobre la biomasa aérea de la comunidad, la composición florística y la invasión por dicotiledóneas exóticas (Figs. 2.1, 2.2, 2.4, 2.5a). La remoción de grupos menos abundantes tuvieron un impacto menor o ningún impacto, dependiendo del grupo de exóticas considerado. Estos resultados son consistentes con la hipótesis de relación de masas, en tanto que reflejan la contribución de biomasa relativa en la comunidad (Grime 1998; Polley *et al.* 2006). Además, concuerdan con otros estudios en los que el grupo funcional dominante mostró un rol preponderante en la resistencia a la invasión (Smith *et al.* 2004; Emery y Gross 2006; Gilbert, Turkington y Srivastava 2009). A escala regional, al igual que en el presente trabajo, la invasión por dicotiledóneas exóticas de invierno y pastos exóticos anuales se relacionó negativamente con la abundancia de pastos nativos de verano en los pastizales mesofíticos húmedos (Perelman *et al.* 2007). El grupo funcional dominante estaría mejor adaptado a las condiciones normales del ambiente, dejando relativamente pocos recursos disponibles para las especies nativas menos abundantes o para potenciales invasoras

(Davis, Grime y Thompson 2000; Fargione y Tilman 2005; Hooper y Dukes 2010). En este sistema, los pastos nativos de verano son un grupo diverso de especies C_4 que crecen desde principio de primavera hasta mediados del otoño, y muchos son resistentes tanto a la herbivoría por el ganado como a las inundaciones prolongadas (Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002), mientras que los grupos subordinados y raros, incluyendo los exóticos, explotarían un pool reducido de recursos durante el invierno-primavera (Sala *et al.* 1981). La invasión por especies exóticas puede depender de la cantidad de recursos liberados (Davis *et al.* 2000; Hooper y Dukes 2010) y de micrositios (Roscher *et al.* 2009) que quedan disponibles por la ocurrencia de disturbios que afectan distintos grupos funcionales.

Por otra parte, la magnitud de invasión generada por la remoción selectiva de pastos nativos de verano, fue mayor a la esperada en función de la remoción aleatoria de una cantidad de biomasa equivalente. Es posible que existan rasgos funcionales particulares que determinen el efecto de las especies dominantes sobre el funcionamiento del ecosistema (Sala *et al.* 1996; Grime 1998), y que los rasgos que definen la preponderancia de una especie sobre otras, definan también la resistencia a la invasión (Wardle 2001; Emery y Gross 2006). Sin embargo, estos “efectos de identidad” por parte de especies dominantes, raramente han sido reportados (McLaren y Turkington 2010). Algunos estudios previos han mostrado que especies subordinadas o raras han generado efectos desproporcionados sobre la invasión de las comunidades (Lyons y Schwartz 2001; Zavaleta y Hulvey 2004; Wardle *et al.* 2008). En este estudio, los grupos funcionales de menor importancia contribuyeron a la resistencia a la invasión en forma proporcional a su biomasa aérea. El efecto de identidad por parte de los pastos nativos de verano, el grupo dominante, podría estar reflejando un efecto de la superposición fenológica al momento de reclutamiento de las especies exóticas (Perelman *et al.* 2007). En este sistema, ambos grupos de especies exóticas, pastos y dicotiledóneas, se regeneran a partir de semillas durante la época otoñal, momento en que los pastos nativos de verano todavía se encuentran activos. Por lo tanto, una buena cobertura de pastos de verano, podría interferir con la germinación de tales especies exóticas (Oesterheld y Sala 1990; Deregibus *et al.* 1994; Jacobo *et al.* 2006). En consecuencia, la aplicación de herbicidas o un pastoreo que reduzca la abundancia de los pastos de verano, aumentará el reclutamiento de especies exóticas de invierno (ver Rodríguez y Jacobo 2010). Esto coincide con la noción de que no sólo la intensidad del disturbio sino también el momento en el que éste sucede, determina su efecto sobre la dinámica de las invasiones (Stachowicz y Tilman 2005; Wolcovich y Cleland 2010).

Los resultados aquí descritos muestran que los efectos de dominancia y de identidad pueden actuar en forma conjunta en el control de la invasión de especies exóticas. Otros estudios que han evaluado la respuesta de la comunidad a la pérdida de biodiversidad, han encontrado evidencia a favor (Buonopane *et al.* 2005; Polley *et al.* 2006; Phoenix *et al.* 2008; Munson y Lauenroth 2009; Gilbert *et al.* 2009) o en contra de la hipótesis de relación de masas (Symstad y Tilman 2001; Zavaleta y Hulvey 2004; Wardle *et al.* 2008; Selman *et al.* 2012). Por otra parte, los efectos de identidad asociados a rasgos claves (distintos a la biomasa) de las especies removidas, sólo han sido inferidos (McLaren y Turkington 2010). Esto se debe a que la mayoría de los experimentos de remoción, no cuentan con controles apropiados que permitan diferenciar el efecto de remoción de biomasa del efecto de cambio en la composición de la comunidad (cf. Díaz *et al.* 2003). En un estudio similar a este, Symstad (2000) encontró que la remoción individual de cada grupo funcional generó un aumento similar al de remover bajas cantidades de biomasa en forma aleatoria (25% de biomasa), mientras que la pérdida de dos grupos juntos, pastos C_3 y herbáceas dicotiledóneas

C₃, facilitaron la invasión en mayor medida que la observada al remover una cantidad de biomasa equivalente. Al igual que nosotros, ella concluyó que el efecto del disturbio *per se* y la identidad de grupo funcional, interactuaron en la determinación del grado de invasión (Symstad 2000; Symstad y Tilman 2001). De manera similar, en un estudio realizado en el sotobosque de un bosque boreal, se observó que la remoción de bajas cantidades de biomasa correspondiente a la especie dominante, aumentó significativamente el reclutamiento de individuos, mientras que la remoción de la misma cantidad de biomasa de otras especies, generó un efecto menor (Gilbert *et al.* 2009). El patrón opuesto se observó luego de la remoción de especies raras en un pastizal de California (Lyons y Schwartz 2001). Considerando todos los estudios presentados, los resultados sugieren que los efectos de identidad dados por las especies dominantes o raras varían según el tipo de experimento y puede depender de la identidad de la especie invasora considerada (Roscher *et al.* 2009), como se ilustra más abajo.

2.4.2. Respuesta diferencial de los grupos de plantas exóticas

Los grupos funcionales de exóticas presentaron respuestas contrastantes a los tratamientos (Fig. 2.4). La remoción de pastos nativos de verano (PNV), generó un aumento rápido aunque transitorio de los pastos exóticos. Éstos, compuestos principalmente por *Lolium multiflorum*, fueron capaces de ocupar los espacios generados por los dos años de remociones de PNV; un patrón similar al observado por otros autores (Deregibus *et al.* 1994; Rodríguez y Jacobo 2010). En cambio, la remoción de pastos nativos de invierno no generó el mismo efecto, a pesar de compartir la fenología (Sala *et al.* 1981; Perelman *et al.* 2007). Nuestra hipótesis es que la baja abundancia de pastos nativos de invierno, debido a la historia de pastoreo (Rusch y Oosterhed 1997), previno de cualquier respuesta significativa ante la remoción de éstos. Es probable que en este caso, los espacios reducidos generados por este tratamiento no fueran suficientes para promover los pastos exóticos (cf. Lyons y Schwartz 2001). Por otra parte, la causa de la disminución de los pastos exóticos en PNV no está clara, pero podría haber reflejado efectos denso-dependientes intra-específicos (McKell *et al.* 1969), como así también competencia por micrositios para el reclutamiento con las dicotiledóneas exóticas (Herrera y Laterra 2009). Las condiciones ambientales más secas durante 2004-2005 pueden haber contribuido a la disminución general de los pastos exóticos en todo el experimento, luego del pico observado en 2003 (ver Fig. 2.4a, b, c).

Por el contrario, la remoción de pastos nativos de verano causó un aumento prolongado de las dicotiledóneas exóticas, que eran poco abundantes al comienzo del experimento (Fig. 2.4d). Suponemos que la invasión por este grupo de exóticas, se demoró debido a la baja disponibilidad inicial de propágulos y a una dispersión limitada dentro y entre parcelas (Oosterheld y Sala 1990). De manera similar este grupo de exóticas respondieron positiva pero lentamente a una exclusión prolongada del pastoreo (Facelli 1988; Chaneton *et al.* 2002). Una vez establecidas, las dicotiledóneas exóticas estarían siendo controladas por el manejo del pastoreo y la frecuencia de los eventos de inundación (Chaneton *et al.* 2002; Jacobo *et al.* 2006). Además, el hecho de que este grupo de especies haya aumentado en todos los tratamientos de remoción selectiva y aleatoria, puede estar reflejando su alta diversidad intra-grupo (ver Tabla 2.3), y en consecuencia, un mayor potencial para el aprovechamiento de recursos liberados por un rango de tamaños de disturbios y momentos en el año (Chaneton *et al.*, datos no publicados).

Se ha argumentado que la limitación en la similitud entre especies nativas y exóticas puede jugar un rol importante en el éxito de la invasión (Fargione *et al.* 2003; Hooper y Dukes 2010; Price y Pärtel 2012). De acuerdo con esto, la invasión sería más probable por aquellas especies que comparten el mismo grupo funcional (o forma de vida) con las especies removidas (Emery 2007; Mwangi *et al.* 2007). Sin embargo, en este experimento, los patrones de invasión observados no sustentan esta teoría. Las principales invasoras fueron las dicotiledóneas exóticas, las que colonizaron tanto los tratamientos de remoción de alto como de bajo impacto, independientemente del grupo funcional removido. Esto sugiere que el disturbio *per se* fue el principal factor que promovió la invasión (Davis *et al.* 2000). En los pastizales de la Pampa Deprimida, las dicotiledóneas exóticas son promovidas por el pastoreo, mientras que son desplazadas por los pastos nativos luego de excluir la herbivoría (Facelli 1988; Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002). Experimentos de siembra de semillas (Oesterheld y Sala 1990; Herrera y Lateral 2009), sugieren que la coexistencia entre las dicotiledóneas exóticas ruderales y los pastos nativos sería posible en parte, debido a relaciones de compromiso colonizadora-competidora (Pacala y Rees 1998; Seabloom *et al.* 2003).

En este experimento observamos que la remoción conjunta de los pastos, generó principalmente efectos sub aditivos sobre la invasión de dicotiledóneas exóticas, que no difirieron del efecto de remover selectivamente el grupo funcional dominante (los pastos nativos de verano). Estos resultados sugieren que los grupos funcionales de pastos no serían complementarios en relación a cómo contribuyen a la resistencia a la invasión (ver Fargione y Tilman 2005; Hooper y Dukes 2010). La remoción de todos los pastos generó parches grandes de suelo desnudo, que representaron casi el 90% de la biomasa aérea (Fig. 2.1a). Probablemente esto haya generado un ambiente estresante para las dicotiledóneas exóticas, que no pudieron aprovechar esos recursos “extra” generados por el tratamiento de remoción de todos los pastos (PT) respecto del generado por PNV. La morigeración del estrés físico por parte de plantas dominantes ha sido propuesto como un mecanismo de facilitación para el establecimiento de especies exóticas en distintos ecosistemas (Smith *et al.* 2004; Bulleri *et al.* 2008). Contrariamente, en otros pastizales, la ocurrencia de disturbios intensos en donde se removieron varios grupos funcionales, fue una condición necesaria para dar lugar a la invasión por especies exóticas (Rinella *et al.* 2007). Otra causa posible de la respuesta limitada de las dicotiledóneas exóticas en el tratamiento de remoción de todos los pastos (PT), sería una limitación de propágulos (Oesterheld y Sala 1990; Herrera y Lateral 2009). En síntesis, sugerimos que el grado de invasión por especies exóticas en estos pastizales, debería saturar a medida que aumenta la intensidad de disturbio sobre los pastos presentes en la comunidad.

2.4.3. Pérdida de grupos funcionales, invasión y dinámica de la comunidad

La invasión de dicotiledóneas exóticas ocurrió en un contexto de poca compensación de los grupos funcionales remanentes en cada tratamiento (Fig. 2.3; Symstad y Tilman 2001; Buonopane *et al.* 2005; Davies *et al.* 2012). La pérdida de un grupo funcional completo puede limitar las respuestas compensatorias por los grupos remanentes que tienen un patrón de uso de los recursos diferente (Walker, Kinzig y Langridge 1999; Bret-Harte *et al.* 2004; Mwangi *et al.* 2007; McLaren y Turkington 2010). En particular, una baja superposición temporal de nichos entre pastos nativos dominantes y subordinados puede reducir la compensación

potencial, sugiriendo que la complementariedad temporal de nichos es importante en estructurar la comunidad de este pastizal (ver también Symstad 2000; Hooper y Dukes 2010). Por lo tanto, la pérdida de biomasa generó espacios en el canopeo que fueron aprovechados por las dicotiledóneas exóticas, incluyendo la principal leguminosa de este sistema *Lotus glaber* (ver Tabla 2.3). El cambio en la composición de especies inducido por los tratamientos de alto impacto (Fig. 2.2), tendría fuertes implicancias sobre la productividad primaria del pastizal (Rusch y Oesterheld 1997), la calidad del forraje (Jacobo *et al.* 2006) y el ciclado de nutrientes (Garibaldi *et al.* 2007).

Las consecuencias de remover el grupo funcional dominante sobre la biomasa aérea de la comunidad y sobre la composición de especies, fueron evidentes aún luego de dos años de haber cesado los disturbios. La invasión por dicotiledóneas exóticas continuó siendo importante en el tratamiento donde se habían removido los pastos nativos de verano (Figs. 2.1a, 2.4d, 2.6a). La baja resiliencia de los pastos nativos de verano estuvo probablemente relacionada con el crecimiento del tipo clonal y la habilidad limitada para recolonizar desde áreas vecinas (Facelli 1988). Se ha observado que la limitación de propágulos por las gramíneas perennes dominantes demora la recuperación de la comunidad en pastizales de Norte América (Symstad y Tilman 2001; McLaren y Turkington 2010). Por el contrario, los cambios en la composición de especies generada por la remoción de grupos funcionales menos abundantes, ya había desaparecido en el 2007. Las dicotiledóneas exóticas invernales que invadieron otros tratamientos de menor impacto, probablemente fueron desplazadas por la recuperación de los pastos nativos de invierno, un patrón comúnmente observado en condiciones de exclusión del pastoreo (Rusch y Oesterheld 1997; Chaneton *et al.* 2002). Sin embargo, en este pastizal, los pastos nativos de invierno no fueron capaces de compensar la pérdida de pastos nativos de verano aún luego de dos años de cesados los disturbios. Este patrón sugiere que las acciones de manejo que llevan a una reducción selectiva del grupo funcional dominante, puede tener efectos duraderos sobre la invasión, aún cuando el factor de estrés haya desaparecido (Seabloom *et al.* 2003; Rodríguez y Jacobo 2010; Tognetti *et al.* 2010).

En conclusión, se observa que la pérdida selectiva de grupos funcionales puede influir sobre la susceptibilidad de la comunidad a la invasión, a través de efectos de dominancia y de efectos de identidad relacionados con rasgos particulares del grupo funcional. Sin embargo en este pastizal, la abundancia del grupo funcional parece ser un determinante importante en su contribución a la resistencia a la invasión por especies dicotiledóneas exóticas. Por lo tanto, la similitud funcional no emergió como un factor determinante que afectara los patrones de invasión en el experimento de remoción (Price y Pärtel 2012). Una baja respuesta compensatoria ante la pérdida de grupos funcionales, sugiere que otros mecanismos distintos a la competencia por recursos, incluyendo la separación temporal de nichos, limitación de propágulos y facilitación, estarían influyendo la dinámica de la invasión que sucede al disturbio (Stachowicz y Byrnes 2006; Gilbert, Turkington y Srivastava 2009). Finalmente, este estudio enfatiza la necesidad de considerar el legado que dejan las estrategias de manejo que involucran perturbaciones selectivas sobre los grupos funcionales con perjuicios potenciales para el funcionamiento del ecosistema.

CAPÍTULO III

EFECTOS DE LA COMPOSICIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES Y LA DEFOLIACIÓN SOBRE LA INVASIÓN DE MICROCOSMOS DE PASTIZAL

3.1. INTRODUCCIÓN

La hipótesis de la resistencia biótica propone que las comunidades con mayor diversidad son más resistentes a la invasión (Elton 1958), debido a que ofrecen un ambiente más competitivo, a partir de una explotación más completa de los recursos (Levine y D'Antonio 1999, Naeem *et al.* 2000, Hector *et al.* 2001, Kennedy *et al.* 2002). Sin embargo, la probabilidad de invasión depende además de los rasgos ecológicos de las especies exóticas que arriban al sitio (Burke y Grime 1996). Para una especie invasora en particular, la resistencia biótica estaría dada principalmente por aquellas especies de la comunidad receptora que tengan rasgos similares a ella (nichos superpuestos, MacDougall *et al.* 2009). Si la abundancia de las especies en la comunidad define en qué medida éstas contribuyen al funcionamiento del ecosistema (Grime 1998), entonces tanto la identidad como la abundancia de las especies nativas jugarían un rol importante en la resistencia a la invasión (Smith *et al.* 2004, Emery y Gross 2006).

La diferenciación de nichos puede deberse a la explotación de diferentes recursos o a la explotación diferencial de un mismo recurso en el espacio o en el tiempo (Begon *et al.* 1996). Por ejemplo, a escala local, la heterogeneidad ambiental podría contribuir a la presencia de un mayor número de especies nativas y exóticas (Stohlgren *et al.* 1999). Alternativamente, diferencias fenológicas entre especies residentes e invasoras ofrecen una oportunidad de invasión en períodos en los que no hay una explotación intensiva de los recursos por parte de las residentes (Davis *et al.* 2000, Shea y Chesson 2002, Funk *et al.* 2008, Wolkovich y Cleland 2011). Así, dada una presión de propágulos, las comunidades con mayor diversidad en cuanto al desarrollo fenológico de sus especies componentes serían menos susceptibles a la invasión, que aquellas donde se ha reducido la abundancia de algún grupo fenológico (Symstad y Tilman 2001, Stachowicz y Byrnes 2006).

En los pastizales de la Pampa Deprimida, ambas formas de separación de nichos (morfológica y fenológica) parecen haber actuado durante el proceso de invasión; de hecho, las especies exóticas conforman grupos funcionales poco representados en la flora nativa (Chaneton *et al.* 2002, Perelman *et al.* 2007). En esta región, la mayoría de las exóticas naturalizadas son especies anuales que crecen en la temporada invierno-primaveral (Perelman *et al.* 2001). Además, las herbáceas leguminosas son mucho más comunes entre las exóticas que en la flora local (Chaneton *et al.* 2005). En cambio, las comunidades nativas están conformadas principalmente por dos grupos funcionales de pastos perennes, los que por su fenología se pueden distinguir en pastos invierno-primaverales y pastos estivo-otoñales (Perelman *et al.* 2001). De aquí en adelante, los llamaré pastos de invierno y pastos de verano, respectivamente, en relación con la estación del año en la que se encuentran más activos (Sala *et al.* 1981, Rusch y Oesterheld 1997).

En los pastizales húmedos de mesófitas de la Pampa Deprimida, se ha observado una relación negativa entre la riqueza o cobertura total de especies exóticas y la riqueza de pastos nativos de verano (Perelman *et al.* 2007). En estos pastizales, la forma de crecimiento postrado de las dicotiledóneas les permite evadir el pastoreo, factor que promueve la invasión a través de una reducción de la biomasa de los pastos (Sala *et al.* 1986, Chaneton *et al.* 2002). Por otro lado, existen evidencias que el pastoreo intenso a fines del verano aumenta la emergencia de *Lolium multiflorum* durante el otoño (Deregibus *et al.* 1994). Una hipótesis propuesta es que los pastos nativos de verano podrían estar interfiriendo durante el período de germinación y establecimiento de plántulas de las especies exóticas, por medio de la

acumulación de biomasa aérea, sobre todo en sitios con pastoreo moderado (Fig.1.1, Perelman *et al.* 2007). Sin embargo, esta hipótesis todavía no ha sido aún evaluada experimentalmente.

Por otro lado, en contra de lo predicho por la hipótesis de la superposición de nichos fenológicos (e.g. Wolkovich y Cleland 2011), los estudios regionales no mostraron una correlación entre el grado de invasión y la diversidad (o cobertura) de pastos nativos de invierno (Perelman *et al.* 2007). En un experimento a campo (Capítulo 2), la remoción de pastos invernales tuvo un débil efecto positivo sobre la abundancia de dicotiledóneas exóticas (incluyendo leguminosas) y no afectó significativamente a los pastos exóticos de invierno. Estos resultados podrían reflejar la baja biomasa inicial de los pastos de invierno en el pastizal, quizás como resultado de la historia previa de pastoreo del sitio (ver Capítulo 2: Discusión). Por lo tanto, no está claro cuál es la importancia relativa de ambos grupos funcionales de pastos nativos o de la diversidad funcional en la resistencia a la invasión (Dukes 2001). El uso de experimentos manipulativos que permitan controlar la presencia de ambos grupos funcionales, permitiría evaluar con mayor precisión la hipótesis de la diversidad funcional y comprender mejor los mecanismos de resistencia biótica.

El disturbio por pastoreo doméstico suele promover la invasión de especies exóticas en pastizales naturales (Hobbs y Huenneke 1992, Chaneton *et al.* 2002), en congruencia con la hipótesis de recursos fluctuantes (Davis *et al.* 2000). En principio, un aumento en la intensidad de pastoreo, aumentaría la susceptibilidad a la invasión (o invasibilidad) por relajación de la intensidad de la competencia. Sin embargo, un aspecto todavía poco explorado es en qué medida el efecto de la defoliación sobre la invasibilidad depende de la composición funcional de la comunidad residente. Distintos grupos funcionales de pastos nativos podrían diferenciarse por su resistencia a la defoliación, ya sea porque poseen diferentes formas de crecimiento (mecanismo de evasión) o diferente capacidad de rebrote (mecanismo de tolerancia) (Strauss y Agrawal 1999). Por ejemplo, en la Pampa Deprimida, los pastos de invierno tienen morfología erecta y son muy susceptibles al pastoreo, mientras que los pastos de verano serían más resistentes por que suelen tener crecimiento postrado (ver Rusch y Oesterheld 1997). Entonces, cambios en la intensidad de defoliación podrían afectar de manera diferencial la resistencia biótica que ofrecen comunidades con distinta composición funcional de pastos nativos.

A diferencia de los experimentos de remoción selectiva de especies realizados bajo condiciones naturales de campo (ver Capítulo 2), los experimentos de ensamble de especies en micro- o meso-cosmos permiten manipular con precisión la composición de la comunidad receptora y, al mismo tiempo, controlar la presión de propágulos y la identidad de las especies invasoras, así como también el régimen de disturbios (Dukes 2001, Ejrnaes *et al.* 2006). Esto permite separar la influencia de estos factores sobre la invasibilidad del sistema (Fraser y Keddy 1997, Díaz *et al.* 2003), mientras que en los estudios de campo esos factores suelen aparecer confundidos (Lonsdale 1999). A su vez, los experimentos de ensamble limitan la heterogeneidad de las condiciones ambientales en las que se evalúa la invasión, evitando efectos confundidos por factores ambientales que covarían con la composición funcional (Naeem *et al.* 2000).

Este trabajo presenta un experimento en el que se ensamblaron comunidades con distinta composición de pastos nativos de la Pampa Deprimida, con el fin de abordar los siguientes **objetivos**:

- 1) Evaluar el rol de la composición funcional de pastos nativos (definida por la fenología de las especies) en la resistencia a la invasión por especies exóticas con rasgos funcionales contrastantes;
- 2) Evaluar de qué manera la intensidad de defoliación altera la resistencia biótica que ofrecen comunidades de pastos con distinta composición y diversidad funcional.

El experimento se desarrolló partiendo de dos hipótesis:

Hipótesis 1: La resistencia biótica a la invasión es mediada por la composición (identidad) y diversidad de grupos funcionales de pastos nativos. El rol que cada grupo ejerce en la resistencia depende del grado de superposición fenológica con la especie invasora, considerando diferentes etapas ontogénicas (emergencia y crecimiento).

Hipótesis 2: La intensidad de defoliación interacciona con la composición funcional de la comunidad nativa regulando el grado de resistencia a la invasión, dado que la remoción de biomasa aérea reduce la interferencia competitiva de las especies residentes y genera micrositios para el establecimiento de plántulas.

Teniendo en cuenta ambas hipótesis y las características del sistema de estudio descrito, se derivaron las predicciones 1 y 2 para un sistema con baja intensidad de defoliación, y la predicción 3 para un sistema sometido a defoliación intensa:

Predicción 1: La comunidad con pastos invernales será más resistente a la invasión por una especie de crecimiento invierno-primaveral, mientras que la comunidad con pastos estivales, será más resistente a la invasión por una especie de crecimiento estival.

Predicción 2: La comunidad mixta de pastos de invierno y verano será la más resistente a la invasión (menor biomasa acumulada de la invasora), respecto de las comunidades simples con un solo grupo funcional.

Esta proposición supone efectos *sinérgicos* (o no aditivos) de los grupos funcionales en cuanto a su efecto sobre una especie exótica particular. Alternativamente, si existe un momento ontogénico particular (emergencia o crecimiento juvenil) de la especie invasora que defina su desempeño en producción de biomasa total, la comunidad simple que presente mayor superposición fenológica con ese momento será la más resistente, dado que para igual cobertura vegetal, la comunidad simple tiene mayor abundancia de ese grupo respecto de la comunidad mixta. En este caso los efectos de los grupos funcionales nativos sobre la invasora serían *aditivos*.

Algunos pastos nativos de verano, cuando son sometidos al pastoreo presentan una forma de crecimiento rastrera (Sala *et al.* 1986), lo cual es permite evitar en cierta medida la defoliación subsiguiente. Por este motivo, es esperable que el contraste en la resistencia que ofrecen a la invasión los PNV sometidos a mayor o menor intensidad de corte sea menor que el contraste que ofrecen los PNI en ambas situaciones. Sumado a esto, dado que las dos especies exóticas consideradas en este experimento tienen un alto crecimiento compensatorio, motivo por el cual aumentan la productividad del pastizal bajo un régimen de pastoreo (Agnusdei *et al.* 2001), la variación en la resistencia que podrían ofrecer los diferentes grupos de plantas nativas en función de la superposición fenológica, se vería “opacada” por el mayor crecimiento compensatorio de las especies exóticas por sobre las nativas. Por todo esto, se predice que:

Predicción 3: En comunidades sometidas a alta intensidad de defoliación, la invasión será mayor y no se observarán diferencias en la resistencia biótica ofrecida por comunidades con distinta composición de grupos funcionales.

3.2. METODOS

3.2.1. *Especies exóticas estudiadas*

Se realizó un experimento de ensamble de comunidades con diferente composición funcional de pastos nativos, las cuales fueron “invadidas” por dos especies exóticas de características contrastantes. Las especies exóticas seleccionadas para este estudio, *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis*, se encuentran ampliamente distribuidas en los pastizales de la Pampa Deprimida. Es común el uso de prácticas de manejo del pastizal natural tendientes a promover la abundancia de estas especies, debido a su alto valor forrajero (Deregibus *et al.* 1994, Lateralra 1997, Rodríguez *et al.* 2007). *Lolium* es una gramínea anual de invierno con una forma de crecimiento erecta, mientras que *Lotus* es una leguminosa bianual primavera-verano-estival de crecimiento postrado. Ambas especies se establecen en otoño, momento en que los pastos nativos de verano están entrando en dormición y los pastos nativos de invierno se encuentran todavía poco activos (Fig. 3.1).

El uso de estas especies brinda la oportunidad de evaluar el papel de la composición funcional de la comunidad en la resistencia biótica para dos especies distintas en cuanto a su fenología, forma de crecimiento y fisiología. Además, conocer los mecanismos que regulan el establecimiento y la regeneración natural de estas especies en diferentes contextos definidos por la composición del pastizal y la intensidad de defoliación, sería importante para diseñar el manejo de estos sistemas.

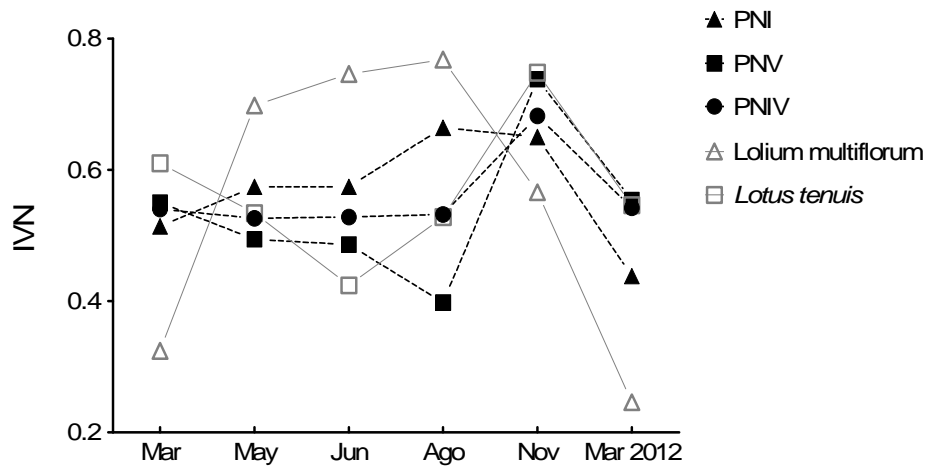


Fig. 3.1. Patrón anual del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) de los grupos funcionales nativos y de las especies invasoras utilizadas en este experimento, creciendo en monocultivos con alta intensidad de corte. Los datos muestran las medias ($n = 5$). Observar la superposición fenológica de los PNI con *Lolium* (triángulos) y de los PNV con *Lotus* (cuadrados).



Figura 3.2. Microcosmos en el campo experimental del IFEVA, abril de 2010 (Facultad de Agronomía - UBA).

3.2.2. Diseño experimental

El estudio se llevó a cabo en un jardín experimental localizado en el predio de la Facultad de Agronomía (UBA). Las comunidades fueron ensambladas a partir de matas de pasto de distintas especies, trasplantadas a contenedores de plástico de 0,40 m × 0,40 m × 0,23 m (33 L) con agujeros de drenaje. Los contenedores fueron dispuestos cada 50 cm en una grilla ortogonal (Fig. 3.2). Las matas de pasto con el pan de tierra asociado a las raíces (prof. ~20 cm) fueron extraídas en marzo-abril de 2009 de un pastizal natural localizado cerca de Pila, provincia de Buenos Aires. El sitio correspondió a un pastizal mesofítico húmedo típico del centro de la Pampa Deprimida (Perelman *et al.* 2001), con una historia previa de pastoreo continuo moderado, con una carga promedio anual de ~0,5–1 vaca/ha (Chaneton *et al.* 1996). Los contenedores fueron rellenados con suelo del mismo pastizal natural (Natracuol Típico) extraído hasta 20 cm de profundidad y mezclado con arena (2:1). Las distintas especies de pastos (Tabla 3.1) fueron propagadas vegetativamente en contenedores separados durante 7 meses, antes de iniciar el experimento. Estos monocultivos fueron regados a capacidad de campo y desmalezados frecuentemente para reducir la cantidad de propágulos de otras especies.

Las comunidades experimentales fueron establecidas entre diciembre de 2009 y enero de 2010. Se dejaron transcurrir 3 meses hasta la siembra de las exóticas (abril 2010) para permitir que los pastos se recuperaran del estrés por trasplante. Se estableció un diseño factorial en bloques con tres factores fijos:

- 1) Composición funcional (4 niveles):
 - pastos nativos de invierno (PNI)
 - pastos nativos de verano (PNV)
 - pastos nativos de invierno y verano (PNIV)
 - Control sin comunidad receptora
- 2) Intensidad de defoliación (2 niveles):
 - baja intensidad (-C)
 - alta intensidad (+C);
- 3) Especie invasora (2 niveles):
 - *Lolium multiflorum*
 - *Lotus tenuis*

En total se crearon 16 tratamientos con 5 repeticiones (bloques) cada uno, para un total de 80 unidades experimentales. Todas las comunidades fueron ensambladas con 4 especies nativas, excepto los controles sin comunidad receptora (Fig. 3.3). Esta es una densidad de especies gramíneas más o menos típica en pastizales descansados de pastoreo (Chaneton 2005). En las comunidades mixtas (PNIV) se asignaron 2 especies a cada grupo funcional. La composición específica de cada grupo funcional en una comunidad fue definida a partir de un conjunto de 9 pastos estivo-otoñales (PNV) y 6 pastos invierno-primaverales (PNI). Los pastos de invierno incluyeron dos ciperáceas (Tabla 3.1). Todas estas especies son comunes en la comunidad del pastizal de origen (Chaneton *et al.* 1988, Burkart *et al.* 1990, Rusch y Oesterheld 1997). Las especies fueron seleccionadas sobre la base de su abundancia relativa en el sistema (codominantes) y su disponibilidad al momento de la colección. Los tratamientos fueron bloqueados por composición de especies nativas para evitar que se confunda el efecto de la composición funcional con el de la identidad de las especies individuales (Tilman 1997). Para cada bloque, la composición de cada grupo funcional fue definida en forma aleatoria a partir del conjunto de especies disponible, con la única restricción de que cada una de las 15 especies nativas estuviera representada en al menos un bloque. Para integrar la comunidad mixta (PNIV), se tomaron al azar de cada grupo funcional 2 de las 4 especies seleccionadas para el mismo bloque. De este modo, cada conjunto aleatorio de especies invernales y estivales presentes en un bloque fue sometido a todos los tratamientos generados por la combinación intensidad de corte \times especie invasora.

Se buscó homogeneizar todo lo posible la cobertura aérea inicial entre las unidades experimentales, de manera que la cobertura de cada grupo funcional en la comunidad mixta (PNIV) fuera la mitad de la que tenía en las comunidades PNV o PNI (ver Fig. 3.3). Las comunidades fueron plantadas con una mata de 15–20 cm de diámetro de cada especie. Cuando fue necesario, la equitatividad de la cobertura inicial de las distintas especies se ajustó agregando matas de pasto más pequeñas. La cobertura basal total se aproximó a la observada en el pastizal natural bajo pastoreo moderado (\sim 30-40%; Sala *et al.* 1986, Chaneton *et al.* 1988). Los controles sin pastos nativos fueron establecidos con el mismo sustrato y cubiertos con una fina capa de broza para evitar condiciones micro-ambientales extremas para las semillas de las exóticas.

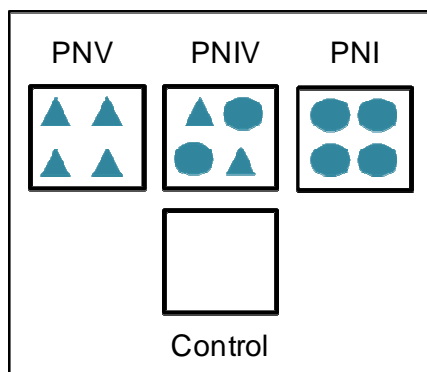


Fig. 3.3. Esquema de unidades experimentales con distinta composición de grupos funcionales. Cada comunidad contuvo 4 especies, excepto por el Control que no tuvo comunidad receptora. PNV: pastos nativos de verano, PNIV: pastos nativos de invierno y verano, PNI: pastos nativos de invierno.

Tabla 3.1. Especies de gramíneas nativas utilizadas en el experimento. Todas son especies perennifolias, muy frecuentes en los pastizales húmedos de la Pampa Deprimida.

Pastos de verano	Pastos de invierno
<i>Distichlis spicata</i>	<i>Briza subaristata</i>
<i>Panicum bergii</i>	<i>Carex phalaroides</i>
<i>Panicum gouinii</i>	<i>Chaetotropis elongata</i>
<i>Panicum milioides</i>	<i>Danthonia montevidensis</i>
<i>Panicum sabulorum</i>	<i>Eleocharis viridans</i>
<i>Paspalidium paludivagum</i>	<i>Stipa neesiana</i>
<i>Paspalum dilatatum</i>	
<i>Sporobolus indicus</i>	
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	

Nomenclatura según Cabrera y Zandini (1978).

A partir de abril de 2010, todas las comunidades, incluyendo los controles, fueron asignadas al azar a una intensidad de corte: (i) *alta*, con el canopeo vegetal cortado hasta 7 cm sobre el nivel del suelo, o (ii) *baja*, canopeo cortado hasta 20 cm de altura (ver Fig. 4.1). De este modo se buscó simular el nivel de disturbio del canopeo generado por pastoreo doméstico intenso o leve, respectivamente (Sala *et al.* 1986, Deregibus *et al.* 1994). Los cortes se realizaron con la misma frecuencia en todas las comunidades (cada 2 meses aproximadamente), de manera que se mantuvieran las diferencias de altura entre los tratamientos durante todo el experimento. La biomasa cortada fue cosechada y utilizada para estimar la productividad aérea de las especies exóticas y nativas.

En abril de 2010, luego de la aplicación del primer corte, cada comunidad fue sembrada con una especie exótica: *Lolium multiflorum* o *Lotus tenuis*. Se utilizaron semillas de *Lolium* cosechadas en el pastizal original en diciembre de 2009 y semillas de *Lotus* comerciales de la variedad La Esmeralda 2008 (GENTOS S.A.). Antes de la siembra se evaluó el poder germinativo incubando 100 semillas de cada especie en cajas petri ($n = 5$), colocadas en una cámara con temperaturas alternadas (20-30°C, 9 hs. de luz), de acuerdo con los protocolos del ISTA (Ministerio de Agricultura, Dirección General de la Producción Agraria 1981). El poder germinativo de *Lolium* fue 71,2% (ES = 0,26) y el de *Lotus* fue 69,6% (ES = 0,76). Teniendo en cuenta estos valores, las especies exóticas se sembraron a una densidad de 250 semillas germinables por unidad experimental (1560 semillas/m²).

El experimento tuvo una duración total de dos años desde la siembra de las exóticas (abril 2010 a marzo 2012). La composición de especies en cada unidad experimental se mantuvo por medio de tareas bimestrales de desmalezado manual, cuidando de no disturbar las plántulas exóticas durante el período de emergencia. Las comunidades se mantuvieron con riego a capacidad de campo, lo que significó un riego diario durante la época estival y cada tres días durante la época invernal. La duración del experimento se definió en función del tiempo necesario para evaluar tanto la *resistencia* de la comunidad a la invasión, como el *impacto* de las exóticas introducidas sobre la comunidad de pastos nativos (Capítulo 4). En este capítulo se presentan sólo los resultados correspondientes al primer año del experimento.

Durante el experimento, la temperatura media anual fue de 19 °C. En los meses de verano, la temperatura máxima promedio fue de 25 °C y la precipitación promedio mensual de 171mm, mientras que para los meses de invierno la temperatura mínima promedio fue de 11,7 °C y la precipitación promedio mensual de 61mm. La precipitación total de los dos años, fue de 2081mm.

3.2.3. Caracterización de las comunidades

Para evaluar la homogeneidad inicial de las comunidades se midieron la cobertura aérea total, la interceptación de radiación fotosintéticamente activa (PAR) por el canopeo y los contenidos de carbono orgánico y nutrientes en el suelo. La cobertura se estimó visualmente en mayo de 2010 mediante un marco de 27 cm × 27 cm ubicado en el centro de la parcela. Se registró el porcentaje del área ocupada por material verde y muerto en pie. En esa fecha, las especies exóticas estaban emergiendo pero no cubrían un área significativa y no fueron consideradas en la estimación de la cobertura aérea. Las mediciones de PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se realizaron en junio de 2010 utilizando una barra fotosensible (Cavadevices, Buenos Aires) dispuesta a 2 cm del suelo en dos posiciones paralelas de 30 cm de largo cada una, equidistantes a 10 cm del centro de la parcela. La variable de respuesta fue el porcentaje de luz interceptada, respecto de la radiación ambiente; se utilizó el promedio de ambas mediciones por unidad experimental. Los tratamientos con mayor interceptación de radiación PAR representarían una estructura de canopeo más cerrada (ya sea por absorción o por reflejo de la radiación). En abril de 2010, previo a la siembra de las especies exóticas, se extrajeron 5 cilindros de suelo (prof. = 10 cm, diám. = 2 cm) de cada comunidad. Las 5 submuestras fueron combinadas para la determinación de carbono orgánico oxidable (método Walkley-Black), nitrógeno disponible en forma de nitrato (SNEDD) y amonio (Kjeldhal) y fósforo extractable (Bray-Kurtz no. 1).

Las diferencias en cobertura aérea se evaluaron mediante análisis de varianza factorial (ANOVA) incluyendo los factores Composición (3 niveles), Intensidad de Corte (2 niveles) y Bloque (5 niveles). En este caso el factor Composición no incluyó el tratamiento control sin comunidad nativa residente. La radiación interceptada se evaluó mediante ANOVA para los factores Composición (4 niveles) e Intensidad de Corte (2 niveles), pero incluyendo los controles (sin comunidad receptora) con el fin de evaluar en qué medida las diferentes comunidades redujeron la radiación PAR a nivel del suelo al comienzo del experimento. Todos los análisis incluyeron el factor Bloque como efecto aleatorio (modelo mixto). Por lo tanto, la significación estadística de los efectos principales y sus interacciones fueron evaluadas utilizando la suma de cuadrados de su interacción con el factor Bloque como denominador de la prueba de Fisher correspondiente a cada término del modelo.

Las propiedades del suelo no fueron sometidas a una prueba estadística, ya que todas las unidades experimentales fueron establecidas de igual manera antes de designar los tratamientos. Las variables edáficas se resumen por el promedio (\pm desvío estándar [DS], $n = 80$) de todas las comunidades y los controles sin comunidad. El sustrato utilizado contenía, en promedio, 1,75 % (DS = 0,34) de carbono oxidable, $52,7 \mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$ (DS = 11,14), $10,69 \mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ (DS = 3,7) y $5,3 \mu\text{g PO}_4^{2-} \text{g}^{-1}$ (DS = 0,79). El coeficiente de variación fue menor a 0,22, excepto para el amonio que fue 0,35.

Se caracterizó la fenología de los grupos de pastos nativos, midiendo el patrón anual del índice verde normalizado (IVN) (Pettorelli *et al.* 2005) en las comunidades nativas sin invasión (ver Capítulo 4). El IVN se calculó para seis fechas: febrero, abril, junio, agosto y noviembre de 2010 y marzo de 2011. Se utilizó un radiómetro manual (Skye Instruments, Reino Unido) con el que se midió la radiación incidente y reflejada por el canopeo en las bandas del Rojo e Infrarrojo cercano en un área de ~30 cm de diámetro (~707 cm²) en el centro de la comunidad. Las mediciones se realizaron al mediodía en días sin nubes. El análisis del IVN se realizó mediante ANOVA factorial con medidas repetidas en el tiempo. Cuando hubo diferencias significativas para algún factor o interacción entre factores, se realizaron comparaciones *a posteriori* (prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0,05$).

3.2.4. Evaluación de la magnitud de invasión

El grado de invasión por ambas especies exóticas se evaluó para dos etapas del ciclo de vida: emergencia (estadio de plántula) y durante el primer año completo de crecimiento (estadio juvenil-adulto). El número de plántulas de *Lolium* fue medido en la 3^a y 7^a semanas posteriores a la siembra (mayo y junio 2010), dado que en esas fechas se observaron dos picos de germinación evidentes. El análisis se realizó considerando el promedio de ambas mediciones. El número de plántulas de *Lotus* se midió una única vez en la 5^a semana posterior a la siembra (junio 2010). Para estas mediciones, y con el objetivo de evitar el efecto de borde de contenedor, se utilizó un marco de 27 cm x 27 cm subdividido en 4 cuadrantes de 4 celdas cada uno, ubicado en el centro de la unidad experimental. Para abarcar la heterogeneidad estructural generada por las matas de pastos, se contó el número de plántulas en una celda tomada al azar dentro de cada cuadrante. La variable de respuesta fue la suma de las plántulas registradas en las 4 celdas censadas en una comunidad (área total censada ~182 cm² / comunidad).

Para evaluar el grado de invasión de cada especie exótica se sumó la biomasa aérea removida en las sucesivas cosechas asociadas con el tratamiento de corte, durante el primer año de crecimiento. Además, en diciembre de 2010 se cosechó toda la biomasa aérea remanente al final del ciclo anual de crecimiento de *Lolium*. La suma de ambos valores correspondió a la productividad aérea neta anual de *Lolium*. En cambio, *Lotus* no fue cosechada al final del primer año, ya que al ser una especie bianual se hubiera interrumpido su ciclo de crecimiento, lo que hubiera limitado la evaluación del impacto al cabo de dos años de experimento (datos no incluidos en esta tesis, ver Capítulo 4). El grado de invasión de *Lotus* se midió solamente con los datos obtenidos a partir de las cosechas parciales durante el primer año (junio 2010-junio 2011). Debido a esta diferencia metodológica, para la variable “biomasa producida”, se analiza cada exótica por separado. El material removido fue separado por especie exótica y por grupo funcional nativo, y luego fue secado en estufa a 70 °C durante 72 hs. El grado de invasión estuvo representado por la biomasa aérea de la especie exótica acumulada por parcela.

En el caso de *Lotus*, las diferencias generadas por la intensidad de corte en el primer año no serían relevantes, dado que el tratamiento con alta intensidad de corte (menor altura) necesariamente removió mayor biomasa, respecto de aquellos con baja intensidad de corte. No obstante, este protocolo permitió evaluar la resistencia diferencial a la invasión de *Lotus* por comunidades nativas con distinta composición funcional, y sometidas a distinta intensidad

de corte (Hipótesis 2, interacción Composición x Intensidad de Corte). Si se observara tal interacción, se evaluaría el grado de invasión sólo en los tratamientos con mayor intensidad de Corte, dado que estos representan casi toda la biomasa acumulada durante el período de crecimiento. Sin embargo, como no se encontraron efectos de interacción, se evaluó la invasión a partir de la suma de los efectos observados en ambas situaciones de defoliación ($n = 10$). Por estas razones, para *Lotus* sólo se informa el efecto del corte para el estadio de plántula.

El número de plántulas y la biomasa acumulada, se evaluaron por separado mediante modelos de ANOVA mixtos de cuatro y tres vías (con o sin factor Especie Invasora respectivamente). El modelo para plántulas incluyó la Composición Funcional (4 niveles), la Intensidad de Corte (2 niveles) y la Especie Invasora (2 niveles) como factores fijos principales; mientras que el modelo para la biomasa acumulada de cada una de las especies invasoras, incluyó la Composición funcional (4 niveles) y la Intensidad de Corte (2 niveles) como factores principales fijos. En ambos casos se incluyó el Bloque como efecto aleatorio. Cuando fue necesario se realizaron comparaciones *a posteriori* (prueba LSD de Fisher, $P < 0,05$).

Dado que las comunidades mixtas (PNIV) contuvieron la mitad de la cobertura de cada grupo funcional respecto de las comunidades simples (cobertura PNIV = [cobertura PNI + cobertura PNV] / 2), no se evaluó la interacción entre los tratamientos PNI y PNV mediante ANOVA factorial tradicional. Para evaluar la interacción entre ambos grupos de pastos nativos, se comparó la biomasa promedio de cada especie invasora observada *vs.* la esperada bajo la hipótesis de efectos aditivos. Se calculó el valor de biomasa exótica esperado (PNIV_{esp}) por bloque si los efectos de PNI y PNV fueran aditivos, como el promedio de la biomasa observada en las comunidades simples (PNIV_{esp} = [PNI + PNV] / 2). El promedio esperado (PNIV_{esp}) y el observado (PNIV_{obs}) para cada especie exótica fue comparado mediante una prueba *t* apareada, incluyendo ambas intensidades de corte (2 pruebas en total, $n = 10$ bloques), dado que no hubo interacción Composición x Intensidad de Corte (ver Resultados). La ausencia de una diferencia significativa indicaría que los efectos de los PNI y PNV sobre la invasión fueron independientes (aditivos), es decir, aquellos esperados de acuerdo con sus efectos observados en las comunidades simples. En cambio, una prueba significativa revelaría un efecto interactivo, ya sea sinérgico (+) o antagónico (-), de ambos grupos de pastos nativos sobre la invasión.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Caracterización inicial de las comunidades

Al momento de la germinación de las especies exóticas, las comunidades nativas tenían una cobertura aérea promedio de 85% (ES = 1,44; $n = 60$). Las comunidades con pastos de invierno ($F_{2,8} = 5,5$; $P = 0,031$) y aquellas con alta intensidad de corte ($F_{1,4} = 14$; $P = 0,02$) tuvieron una menor cobertura aérea que la de sus respectivas contrapartes, aunque en ambos casos esa diferencia fue solo 5%. Por otro lado, las comunidades sometidas a baja intensidad de corte interceptaron un 60% de la radiación PAR, mientras que las sometidas a alta intensidad de corte interceptaron un 30% ($F_{1,4} = 43,2$; $P = 0,003$). Este patrón fue independiente de la composición funcional de la comunidad, excepto por los controles sin comunidad nativa donde la intensidad de corte no tuvo efecto (Composición \times Corte, $F_{3,52} =$

6,1; $P = 0,0012$). Al momento de la germinación (junio), las plántulas de ambas especies exóticas recibieron 373 ($ES = 4,17$) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en los controles ($n = 20$), 275 ($ES = 12,7$) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las comunidades con alta intensidad de corte ($n = 30$) y 157 ($ES = 11,8$) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las comunidades con baja intensidad de corte ($n = 30$).

Como era previsible, el patrón anual del IVN varió según la composición funcional de la comunidad (composición \times tiempo: $F_{10,40} = 6,14$; $P < 0,0001$; Fig. 3.4). Las comunidades de pastos invernales alcanzaron su IVN más alto en invierno y primavera (agosto–noviembre) y el más bajo en verano (marzo), mientras que las comunidades de pastos estivales mantuvieron valores de IVN elevados entre mitad de primavera y fin del verano (noviembre–marzo), con una caída fuerte durante el invierno (agosto) (ver Fig. 3.4). En cambio, las comunidades mixtas mostraron una mayor constancia temporal en el IVN, con un pico en primavera. En promedio, las comunidades con alta intensidad de corte tuvieron un IVN más elevado durante todo el período, excepto en pleno invierno y fin del verano (junio de 2010 y marzo de 2012) cuando el efecto no fue significativo (ANOVA corte \times tiempo: $F_{5,20} = 3,19$; $P = 0,028$). Por otro lado, el efecto del corte varió según la composición de la comunidad observada (composición \times corte: $F_{2,8} = 6,98$; $P = 0,018$). El mayor efecto se observó con el incremento del IVN en las comunidades de pastos de invierno sometidas a mayor intensidad de corte; mientras que en las comunidades estivales, no se vieron efectos importantes de la intensidad del corte (Fig. 3.4).

3.3.2. Resistencia a la invasión

El número de plántulas emergidas de ambas especies exóticas aumentó con la intensidad de corte, independientemente de la composición funcional de la comunidad (Tabla 3.2, Fig. 3.5). Por otro lado, la composición funcional afectó la emergencia de plántulas según la especie invasora analizada. La emergencia de *Lolium* fue, en general, significativamente menor en presencia de pastos nativos respecto del control, pero no se diferenció entre comunidades con distinta composición funcional (Fig. 3.6). En el caso de *Lotus*, sólo las comunidades de pastos nativos de verano (PNV) redujeron significativamente el número de plántulas respecto del control, mientras que las comunidades de pastos invernales y las mixtas

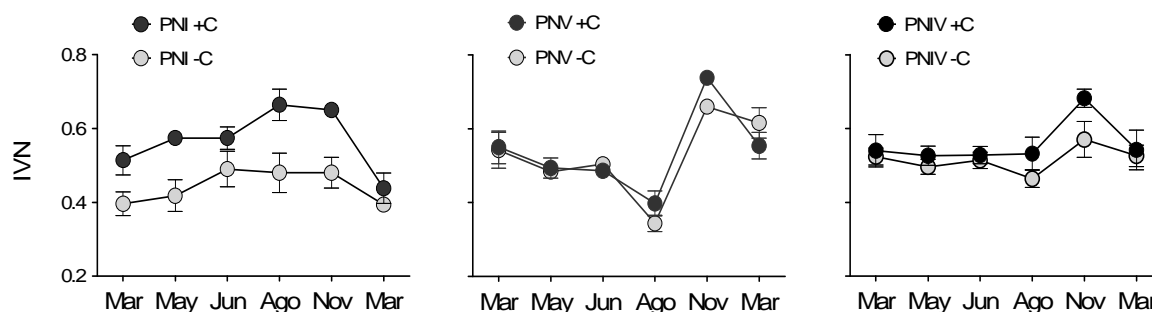


Fig. 3.4. Patrón anual de índice verde normalizado (IVN), para las tres comunidades con diferente composición funcional y sometidas a mayor o menor intensidad de corte (símbolos negros o grises respectivamente). PNI: pastos nativos de invierno, PNV: pastos nativos de verano, PNIV: comunidad mixta con pastos nativos de invierno y verano. Los datos muestran el promedio para cada fecha \pm ES ($n = 5$).

(PNI y PNIV) fueron menos efectivas en limitar su emergencia (Fig. 3.6).

Tabla 3.2. Análisis de varianza del número de plántulas establecidas durante el primer año del experimento.

	Plántulas		
	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
Invasora	1;4	64,0	0,001
Composición	3;12	12,8	0,000
Corte	1;4	11,5	0,028
Invasora x Composición	3;12	4,9	0,019
Invasora x Corte	1;4	0,1	0,754
Composición x Corte	3;12	0,2	0,888
Invasora x Composición x Corte	3;12	0,1	0,961
Error	12		

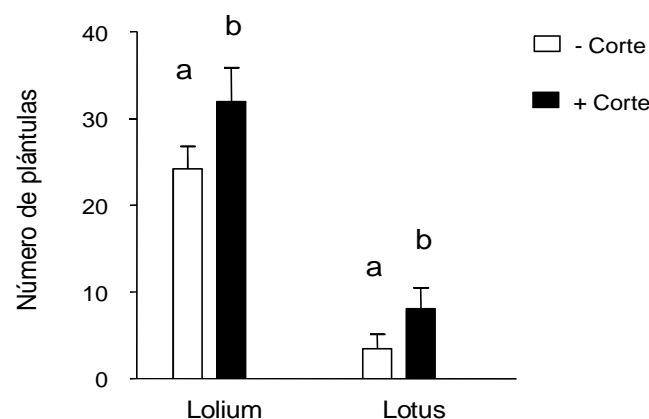


Fig. 3.5. Emergencia de especies exóticas en comunidades sometidas a baja y alta intensidad de corte (– Corte y + Corte, respectivamente). Los datos muestran la media + ES (n = 15). Letras distintas muestran diferencias significativas por corte (LSD, $P < 0,05$).

El aumento de la intensidad de corte incrementó marginalmente ($P < 0,06$) la biomasa anual producida por *Lolium* (Tabla 3.3, Fig. 3.7). En cambio, la composición funcional tuvo un efecto fuertemente significativo sobre la productividad de *Lolium* y en menor medida sobre la biomasa de *Lotus* (Tabla 3.3). La comunidad de pastos de invierno fue la que más limitó la productividad de *Lolium*, mientras que la comunidad mixta fue la que menos lo hizo (Fig. 3.7). De hecho, la combinación de ambos grupos de pastos en las comunidades mixtas (PNIV) generó una resistencia a la invasión por *Lolium* menor a la esperada si sus efectos fueran simplemente aditivos ($t_9 = 2,57$; $P = 0,03$; Fig. 3.8). Esto sugiere un efecto antagónico entre ambos grupos funcionales en cuanto a sus efectos sobre la biomasa de *Lolium*. Esto pareció ser más fuerte en las comunidades con menor intensidad de corte, pero la interacción Corte \times Composición no fue significativa (Tabla 3.3).

En el caso de *Lotus*, todas las comunidades nativas redujeron de manera similar la biomasa de esta especie exótica (Fig. 3.7), y este patrón fue indistinto del corte aplicado (Tabla 3.3). La biomasa de *Lotus* observada en las comunidades mixtas (PNIV) no fue diferente a la esperada a partir del promedio de las comunidades PNI y PNV ($t_9 = 0,215$; $P > 0,1$; Fig. 3.8); es decir que los efectos de los grupos nativos sobre la biomasa de *Lotus* fueron independientes (aditivos). En general, los efectos de la composición funcional no dependieron de la intensidad de defoliación (ver Tabla 3.3). En ningún caso se observó un efecto de bloque ($p > 0,1$).

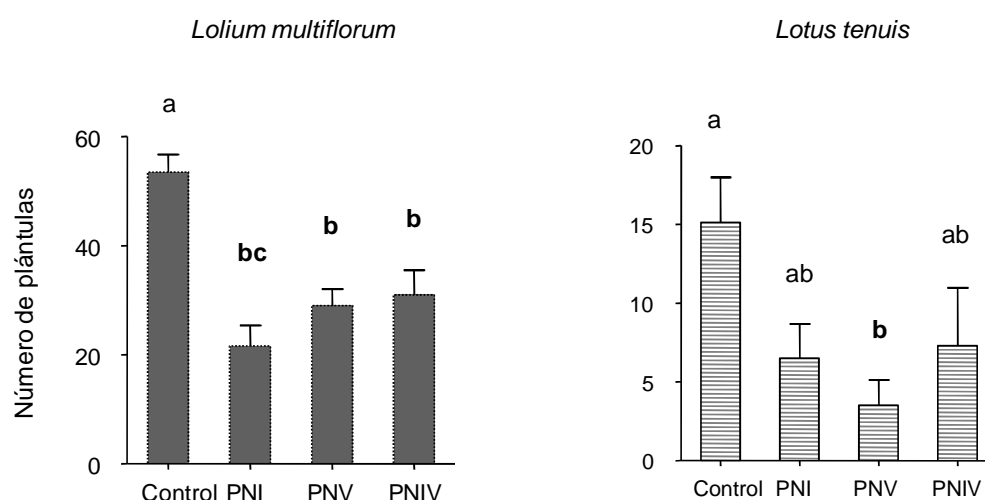


Fig. 3.6. Emergencia de especies exóticas en comunidades de pastos nativos de invierno (PNI), pastos nativos de verano (PNV), pastos nativos de invierno y verano (PNIV) y en el control sin comunidad nativa. Los datos muestran la media + ES (n = 10). Letras distintas muestran diferencias significativas (LSD, $P < 0,05$).

Tabla 3.3. Análisis de varianza de la biomasa aérea producida por *Lolium* y *Lotus* durante el primer año del experimento (n = 5). La biomasa se refiere al material aéreo cosechado por encima de la línea de corte correspondiente a cada tratamiento de defoliación. El efecto principal del Corte sobre *Lotus* no será interpretado (ver sección 3.2.3 Métodos).

	gl	Biomasa acumulada			
		<i>Lolium</i>		<i>Lotus</i>	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Composición	3;12	23,09	0,000	4,36	0,027
Corte	1;4	6,86	0,059	52,34	0,002
Composición x Corte	3;12	2,36	0,123	0,48	0,702
Error	12				

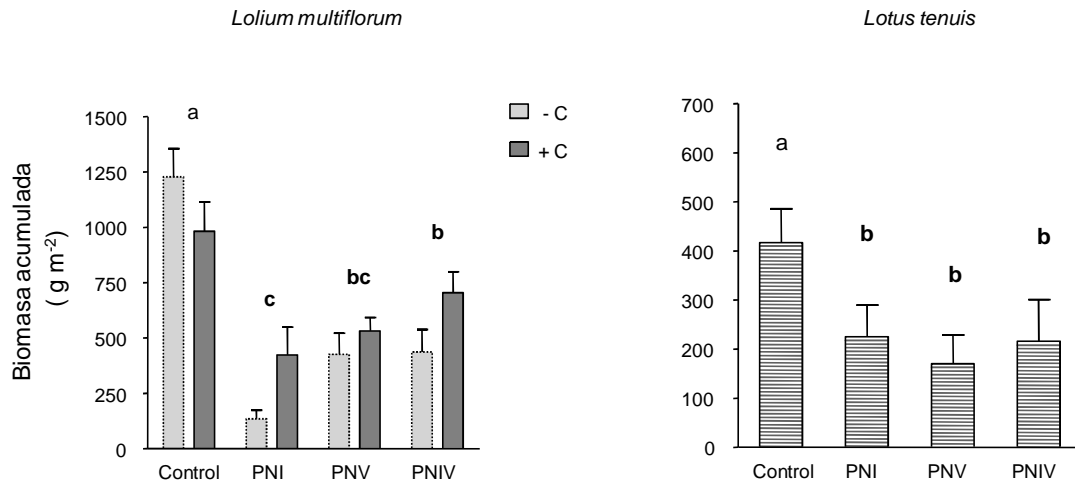


Fig. 3.7. Biomasa producida por *Lolium* y *Lotus* durante el primer año del experimento en comunidades sometidas a baja y alta intensidad de corte (-Corte y +Corte, respectivamente). Los datos muestran las medias \pm ES (para *Lolium* $n = 5$, para *Lotus* $n = 10$) de la biomasa aérea cosechada para cada especie. Letras distintas muestran diferencias significativas de la biomasa de la invasora entre comunidades con diferente composición de pastos nativos (LSD, $P < 0,05$; ver leyenda de Fig. 3.1).

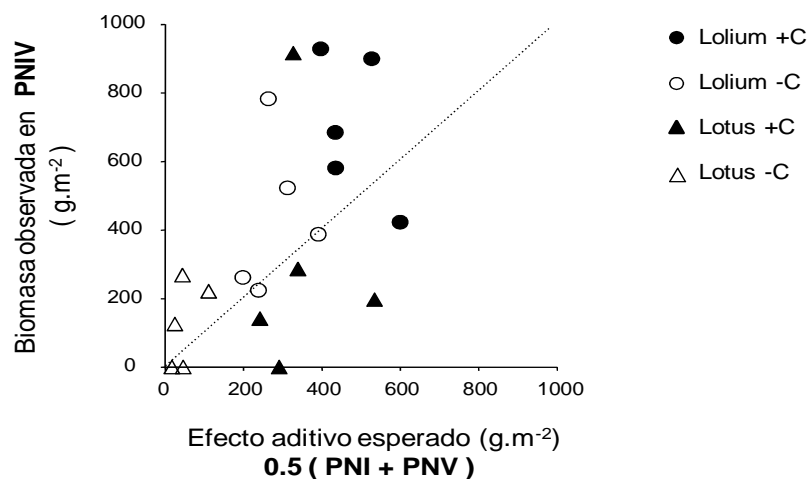


Fig. 3.8. Biomasa de *Lolium* y *Lotus* observada en la comunidad mixta (PNIV) vs. la esperada según el modelo simple aditivo (ejes Y y X respectivamente), para cada unidad experimental sometida a mayor o menor intensidad de corte (+Corte o -Corte respectivamente). La línea 1:1 indica el valor esperado con efectos aditivos. Los símbolos que se ubican por encima indican un efecto antagónico de la interacción entre grupos funcionales sobre la invasión (ver texto).

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. Efecto de la composición funcional

La composición funcional de la comunidad, determinó la resistencia biótica a la invasión por ambas especies exóticas (Predicción 1), aunque en diferentes estados ontogénicos. En este experimento la composición de grupos funcionales de la comunidad receptora, determinó el grado de invasión de *Lolium* en forma significativa sólo durante la etapa juvenil y la invasión de *Lotus* únicamente durante el establecimiento. Desde hace tiempo se reconoce que la competencia entre especies puede variar en distintos estados ontogénicos según la especie observada, dado que los requerimientos ecológicos no son los mismos al momento de germinación que en la etapa adulta (Grubb 1977). Aún así, la clasificación por grupos funcionales se suele realizar principalmente a partir de rasgos que se observan en la etapa adulta (Hooper y Dukes 2010, Kattge *et al.* 2011, Byun *et al.* 2012). Por lo tanto, es esperable que en una comunidad establecida, la resistencia biótica ofrecida por un grupo funcional similar al de la invasora sea más efectiva en la etapa adulta y no necesariamente durante el establecimiento (Hooper y Dukes 2010). Sin embargo, hay evidencias que demuestran que este fenómeno puede ocurrir en ambas etapas ontogénicas (Price y Pärtel 2012).

Lolium mostró ser buena colonizadora en condiciones de alta intensidad lumínica (Fig. 3.5), en concordancia con patrones de emergencia evaluados a campo por otros autores (Deregibus *et al.* 1994). El establecimiento de *Lolium* estuvo limitado de manera similar por las tres comunidades de pastos nativos, aunque la comunidad con PNI presentó en promedio un menor número de plántulas. Durante el período juvenil y adulto, la comunidad invernal (PNI) fue más resistente a la invasión por *Lolium* respecto de la comunidad mixta (PNIV), pero no se diferenció significativamente de la resistencia ofrecida por los PNV, contrario a lo esperado según el grado de superposición fenológica con cada grupo (MacDougall *et al.* 2009). Si bien los patrones de resistencia biótica observados para *Lolium* fueron consistentes para ambos niveles de defoliación, la comunidad con PNI sometida a menor intensidad de corte (mayor biomasa en pie de PNI), mostró en promedio un 70% menos de la biomasa de *Lolium* observada en las comunidades con PNV. En este sentido, es posible que el efecto negativo de una menor intensidad de corte durante el establecimiento (Deregibus *et al.* 1994) se vea potenciado por la competencia con los pastos nativos de invierno durante la etapa de establecimiento y juvenil (ver Fig. 3.6 y 3.7). Es decir que la resistencia a la invasión de *Lolium* sería el resultado de un efecto acumulativo durante todo su ciclo de vida.

Es llamativo que, a pesar de la resistencia biótica ofrecida por los PNI, *Lolium* haya logrado invadir exitosamente, llegando a representar aproximadamente un 30% de la biomasa total de la comunidad (ver Capítulo 4). *Lolium* es una especie altamente competitiva y de rápido crecimiento (Byun-de Blois y Brisson 2012) durante todo el invierno y principios de primavera, a diferencia de los PNI cuyo pico de crecimiento se observa recién a principios de primavera (Fig. 3.1). Las plántulas de *Lolium* estarían aprovechando los recursos de manera anticipada al rebrote de los PNI. Ambas características estarían dando lugar a que el efecto de prioridad (Shea y Chesson 2002) y el *fitness* relativo de la invasora hayan superado el efecto negativo de la superposición temporal de nicho con las especies residentes, al determinar el grado de invasión de *Lolium* en este sistema (MacDougall *et al.* 2009, Byun-de Blois y Brisson 2012).

En cambio, para *Lotus* la composición funcional fue importante en determinar el establecimiento, pero no su performance durante la etapa juvenil. De acuerdo a lo predicho, las comunidades con PNV fueron más efectivas en reducir la emergencia. Sin embargo, esta diferencia se borró durante el primer año de crecimiento, ya que todas las comunidades presentaron la misma resistencia a la invasión (Fig. 3.6 y 3.7). Es decir que las comunidades PNI y PNIV fueron capaces de borrar las diferencias observadas al momento del establecimiento de *Lotus*. Si bien al inicio del experimento la cobertura aérea de la comunidad de pastos de verano (PNV) fue levemente menor a las demás comunidades, esto no afectó la radiación interceptada por la comunidad. Es posible, que las mediciones realizadas por encima de los 2 cm de la superficie del suelo, no hubieran detectado diferencias en la cantidad de luz interceptada por las distintas comunidades hasta el nivel del suelo. Otra explicación posible es que la emergencia de *Lotus* dependa de la relación R/RL que llega a las semillas (Vázquez-Yanes y Smith 1982). La biomasa muerta en pie de los PNV al momento del conteo (junio), podría tener una incidencia sobre la relación R/RL a partir de un aumento del RL (Di Bella *et al.* 2004). Independientemente de cuál fuera la causa, *Lotus* mostró no ser una buena colonizadora en todo el experimento (ver número de plántulas en Fig. 3.5).

La resistencia biótica generada a partir de la similitud de rasgos entre la comunidad residente y la invasora (MacArthur y Levins 1967) ha sido más evidente (en experimentos de ensamble) entre especies dicotiledóneas que entre monocotiledóneas (Price y Pärtel 2012). Si esto fuera un mecanismo generalizado, en estas comunidades *Lotus* tendría mayores chances de evadir la competencia en la etapa juvenil. Un resultado consistente con esta idea es que *Lotus* acumuló gran cantidad de biomasa (ver Capítulo 4, Fig. 4.3) a partir de menos individuos, en comparación con *Lolium*. Esto se debería a su forma de crecimiento rastrera y a su capacidad de rebrote a partir de yemas axilares. Se ha observado que la forma de vida y la altura son rasgos importantes en determinar el éxito de las especies invasoras (Cahill *et al.* 2008, Pysek *et al.* 2012). Estos resultados sugieren que el efecto negativo generado por la comunidad nativa a partir de una superposición de nichos en el período de establecimiento de *Lotus*, estaría siendo compensado por un mayor *fitness* durante el período juvenil, a partir de un compromiso entre la habilidad de colonización y de competencia por los recursos en las plantas establecidas.

3.4.2. Diversidad funcional y resistencia a la invasión

Contrario a lo esperado por la hipótesis de resistencia biótica, la comunidad mixta (más diversa) no fue más resistente a la invasión respecto de las comunidades simples (Predicción 2). La interacción sinérgica esperada se basa en el supuesto de que ambos grupos funcionales afectan a la invasora en distintos momentos del año, y entonces sus efectos serían acumulativos a lo largo del ciclo de crecimiento (efecto de complementariedad). Este mecanismo ha sido propuesto para explicar patrones similares de invasión, en donde una mayor diversidad funcional provee mayor resistencia a la invasión a partir de una explotación más completa de los recursos (Tilman 1997, Levine 2000, Kennedy *et al.* 2002). Una alternativa a este mecanismo es que las comunidades más diversas contengan a la especie (o al grupo funcional) más resistente a la invasión (efecto de selección, Wardle 2001). Este último mecanismo ha sido comprobado en experimentos donde la especie dominante controló el grado de invasión (Wilsey y Polley 2002, Smith *et al.* 2004, Hillebrand *et al.* 2008).

En el contexto de este experimento, el mecanismo de selección habría dado lugar a que la comunidad mixta (la más diversa desde el punto de vista fenológico) ofreciera menor resistencia a la invasión por *Lolium*, respecto de la comunidad dominada por el grupo funcional más resistente (PNI), indicando una interacción antagónica entre los grupos nativos en cuanto a su contribución a la resistencia a la invasión por esta especie. Este tipo de interacciones antagónicas entre grupos funcionales nativos no han sido suficientemente consideradas por los modelos de biodiversidad-resistencia biótica, en los que se supone que la complementariedad de nichos y los efectos de muestreo se combinan generando *mayor* (y no *menor*, como en este caso) resistencia a la invasión (Tilman 1997, Levine 2000, Wardle 2001, Hooper *et al.* 2005, Byun *et al.* 2012). Una excepción sería la aparición de un efecto de facilitación de la invasión por la presencia de ciertas especies (o grupos) en las comunidades más diversas (Bruno *et al.* 2003, Bulleri *et al.* 2008). En este experimento no hubo evidencias de facilitación directa sobre *Lolium*, dado que todas las comunidades de pastos nativos ofrecieron cierta resistencia. Sin embargo, en teoría, el patrón no-aditivo de invasión observado en la comunidad mixta podría ser generado por interacciones negativas entre los grupos nativos residentes.

Existe una variedad de modelos teóricos y algunas evidencias empíricas que muestran que, en comunidades de tres componentes, los efectos negativos entre dos de ellos (e.g. competencia) pueden generar interacciones de “facilitación indirecta” sobre el tercer componente del sistema (Levine 1976, Brooker y Callaway 2009). Levine (1999) propone que la facilitación indirecta sería posible sólo cuando varía el recurso por el cual se está compitiendo o el mecanismo a partir del cual se está compitiendo. Por ejemplo, el caso de estudio que él ejemplifica presenta una interacción entre tres especies (A, B y C), en donde A ejerce una facilitación indirecta sobre C (Fig. 3.9a). La explicación a esta interacción sería que la especie A afecta fuertemente a B a partir del sombreado y levemente a C a partir de la captación de nutrientes, mientras que B afecta más fuertemente a C a partir de una captación anticipada de nutrientes. Dado que A tiene un efecto negativo sobre B por sombreado, entonces evita que ésta reduzca demasiado la disponibilidad de nutrientes, generando una facilitación indirecta sobre C.

Este tipo de interacciones han sido documentadas y discutidas en otros sistemas, como

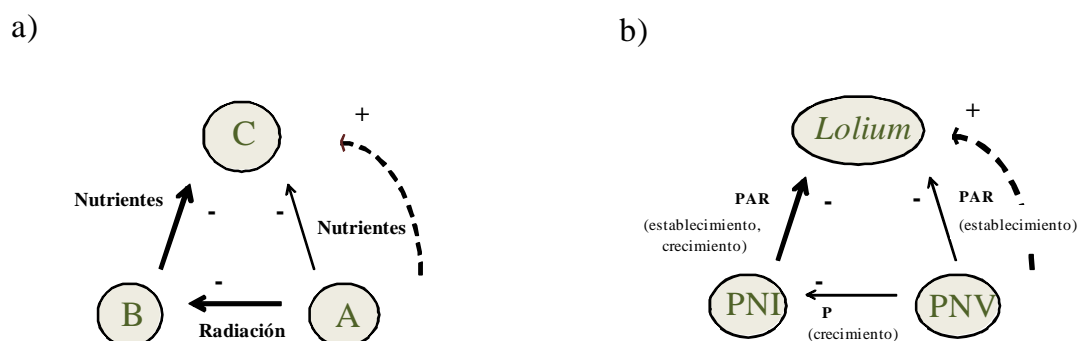


Fig.. 3.9. Hipótesis de facilitación indirecta sobre la invasión, mediada a partir de una interacción negativa entre grupos funcionales nativos. a) Modificado de Levine (1999). b) Modelo de interacciones que explicaría los resultados observados. Los símbolos y el sentido de las flechas indican el tipo y el sentido del efecto que genera cada componente de la comunidad, mientras que el grosor de las flechas indica la intensidad del efecto. Los mecanismos propuestos se explican en el texto.

un mecanismo común que determina la coexistencia entre especies (Bertness y Callaway 1994, *TREE*) y en particular, que puede regular la coexistencia de especies nativas y exóticas (Atwater *et al.* 2011 en *Plant Ecol*, Zarnetske *et al.* 2013, *Journal of Ecology*). En nuestro experimento, el riego continuo que recibieron las unidades experimentales, descartaría la competencia por el recurso agua. En cambio, los PNV estarían afectando a PNI a través de una mayor capacidad de captar P y una mayor eficiencia en el uso de la energía (ver resultados y discusión del capítulo 4) durante parte del período de crecimiento (octubre, noviembre); mientras que sobre *Lolium* tendría un efecto negativo a través de una reducción de la radiación en el momento de establecimiento (Fig. 3.b). Por su parte, PNI también afectaría a *Lolium* por la reducción de la radiación al momento de establecimiento, pero también durante la etapa de crecimiento (debido a la superposición de nichos), lo cual genera un efecto mayor al generado por PNV sobre *Lolium* (esto se indica en la Figura 3.9b, con el grosor de las flechas). En consecuencia, el efecto negativo de PNV sobre PNI, aunque fuera leve, disminuiría el efecto negativo de PNI sobre *Lolium*, generando una facilitación indirecta sobre éste. Es decir que en este caso, la facilitación indirecta estaría dada por una variación en el recurso por el cual compiten los tres componentes, y por una diferenciación de nichos (diferencia fenológica).

Por otra parte, al ser los PNV más productivos que los PNI durante el período estival, la biomasa seca que acumulan hasta el otoño podría reducir la captación de luz por pastos de los PNI, demorando el comienzo de su período de crecimiento hasta entrado el invierno. En este sentido, los PNV afectarían a los PNI a partir de un efecto de prioridad. Estudios más detallados de la disponibilidad de luz a nivel de las yemas de rebrote, permitirían evaluar este mecanismo. En conclusión, habría una relación no lineal entre la abundancia de cada grupo residente y el establecimiento de la exótica (Hulvey y Zavaleta 2012), y los efectos de selección (Loreau y Hector 2001, Wardle 2001) estarían siendo más importantes que los de complementación en determinar el grado de invasión.

Lotus en cambio, invadió las comunidades mixtas de acuerdo a lo esperado bajo efectos aditivos entre los grupos funcionales nativos. Es llamativo que, en caso de existir interacciones negativas entre estos grupos (Fig. 3.9), no se haya observado sobre la invasión de *Lotus* el mismo efecto observado para *Lolium*. Sin embargo, dado que *Lotus* invadió de manera similar todas las comunidades, no se verían diferencias significativas aún si en la comunidad mixta estuvieran dominando los PNV. Los efectos de este tipo de interacciones sobre la resistencia biótica y del impacto de la invasora sobre la resistencia biótica a la invasión, ha sido aún poco explorados (Hulvey y Zavaleta 2012). Un estudio más detallado de las abundancias relativas de cada grupo funcional en la comunidad mixta, permitirá avanzar sobre los posibles mecanismos que generaron estos resultados. Algunas evidencias sobre la interacción entre los grupos residentes han sido obtenidas durante el experimento (datos no mostrados en esta tesis) y serán evaluadas con mayor profundidad en trabajos futuros.

3.4.3. Efecto de la intensidad de corte sobre la resistencia a la invasión

En contra de lo esperado, la intensidad de defoliación no reguló la resistencia biótica ofrecida por comunidades con distinta composición funcional (Predicción 3). No obstante, la defoliación tuvo efectos diferentes según el estado ontogénico de las invasoras, siendo mayor en la etapa de establecimiento (Levine *et al.* 2004). Una mayor intensidad de defoliación promovió la emergencia de ambas especies exóticas, lo cual es consistente con la mayor

disponibilidad de luz observada en esas comunidades (Hobbs y Huenneke 1992, Davis *et al.* 2000) y con experimentos realizados a campo y en laboratorio, donde una mejor calidad de luz (alta R/RL) o disturbios intensos, promovieron la germinación de *Lolium* y *Lotus*, respectivamente (Deregibus *et al.* 1994, Laterra 1997). Resultados similares se han observados en otros estudios donde una mayor disponibilidad de recursos no borró el efecto de la composición de la comunidad (Maron y Marler 2007, Kreyling *et al.* 2008). Sin embargo, algunos efectos observados en la etapa de crecimiento de *Lolium*, merecen ser explicados con mayor detalle.

Para *Lolium*, se observó un aumento marginal de la biomasa acumulada, a partir de una mayor intensidad de corte. El efecto de la defoliación sobre el crecimiento de las especies depende, entre otras cosas, de su capacidad de compensar el área foliar removida (McNaughton 1979). El resultado neto de la invasión en estas condiciones dependería del aumento en la disponibilidad de recursos generada con la defoliación (Davis *et al.* 2000) y de la respuesta compensatoria de los pastos nativos y de *Lolium*. Para poder observar una mayor productividad de *Lolium* en las comunidades con mayor intensidad de corte, la invasora debería mostrar una mejor respuesta compensatoria que los pastos nativos y/o los grupos funcionales nativos deberían verse perjudicados por una alta defoliación. Además del efecto marginal observado, las comunidades con PNI y PNIV sometidas a mayor intensidad de corte, mostraron un aumento en la biomasa acumulada por *Lolium* en comparación a cuando fueron sometidas a menor intensidad de corte (70 y 40% respectivamente). Estos resultados, podrían estar mostrando una respuesta diferencial de los PNI y *Lolium* frente a la defoliación intensa, siendo *Lolium* la especie más tolerante a la defoliación frecuente. O bien, una mayor intensidad de corte, estaría reduciendo la resistencia que le ofrecen los pastos nativos a *Lolium* (Hipótesis 2). Los PNV serían más resistentes a la defoliación, en parte quizás debido a que en su mayoría presentan una forma de crecimiento postrada (Rusch y Oesterheld 1997, Chanton *et al.* 2002). A pesar de estas grandes diferencias, los análisis no mostraron un efecto significativo del efecto del corte sobre la resistencia ofrecida por las comunidades con distinta composición funcional (ver Tabla 3.3). En todos los análisis en los que se evaluó la invasión, no se observó un efecto del bloque (composición de especies) ni una interacción entre el bloque y los factores principales; por lo tanto un bajo número de réplicas ($n = 5$) podría haber limitado la potencia de la prueba de interacción (Underwood 2001).

3.4.4. Conclusiones

En síntesis, la composición funcional fue importante en regular la resistencia biótica de la comunidad, especialmente para *Lolium*. El efecto de la superposición de nichos (medido a partir de la fenología y la captación de PAR) varió según la identidad y el estado ontogénico de la invasora. Para *Lolium*, el efecto de la superposición de nichos a lo largo de todo su ciclo vital, estaría siendo contrarrestado por un mayor *fitness* respecto de los pastos nativos y cierto grado de complementariedad en el uso de la luz (MacDougall *et al.* 2009, Tilman 1997, Hector *et al.* 2001). Para *Lotus*, la superposición de nichos fue importante durante el reclutamiento, pero estas diferencias fueron compensadas durante el primer año de crecimiento. Su forma de vida le estaría permitiendo compensar la baja habilidad competitiva observada durante el período de establecimiento; contrario a lo observado por otros autores en donde la mayor resistencia se observa durante el período juvenil-adulto (Levine *et al.* 2004).

A diferencia de los resultados esperados a partir de la hipótesis de resistencia biótica (Elton 1958, Tilman 1999, Naeem *et al.* 2000, Hooper *et al.* 2005), las comunidades con mayor diversidad de grupos funcionales no fueron más resistentes a la invasión de esta especie (efecto supra-aditivo o sinérgico), sino que mostraron efectos sub-aditivos (antagónicos) para *Lolium* y aditivos para *Lotus*. Una hipótesis propuesta es que existan interacciones negativas entre los grupos funcionales nativos; algunas evidencias (no mostradas) sugieren que los PNV estarían reduciendo la capacidad de los PNI de resistir a la invasión. Estudios posteriores donde se analice la abundancia relativa de cada grupo en la comunidad mixta nos permitirá profundizar sobre los posibles mecanismos. Estos resultados son relevantes para entender cómo se produce el ensamble y la coexistencia entre los pastos nativos y las especies forrajeras introducidas para mejorar la calidad del pastizal natural.

Por último, la defoliación más intensa promovió la invasión por ambas exóticas y no alteró significativamente la resistencia ofrecida por las distintas comunidades. Durante el reclutamiento, el resultado es consistente con la hipótesis de recursos fluctuantes (Davis *et al.* 2000), que predice mayor invasión cuando hay mayor disponibilidad de recursos. En cambio, una mejor respuesta compensatoria de *Lolium* respecto de los grupos funcionales nativos y/o una reducción en la resistencia biótica ofrecida por las comunidades nativas a partir de la defoliación, estaría explicando la mayor invasión por esta especie en las comunidades sometidas a alta defoliación. La interacción entre la intensidad de defoliación y la composición funcional de la comunidad, debería ser evaluada con un mayor número de réplicas y en comunidades naturales, para poder incluir otros efectos del pastoreo. Dado que los PNI son sensibles a la herbivoría a la que están sometidos estos pastizales y que los PNV son más resistentes a la defoliación (Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton *et al.* 2002), se esperaría encontrar una interacción entre el pastoreo y la composición funcional de la comunidad. Dilucidar estos efectos es importante para determinar prácticas de manejo que maximicen la productividad del pastizal sin arriesgar la conservación de las especies nativas, tanto por la importancia de conservar la biodiversidad de los pastizales, como por la estabilidad funcional que muestran las comunidades más diversas (ver Fig. 3.4., Chapin *et al.* 1997, McCann 2000).

CAPÍTULO IV

IMPACTO DE LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS SOBRE LA COMUNIDAD NATIVA Y LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN MICROCOSMOS DE PASTIZAL

4.1. INTRODUCCIÓN

En años recientes han aumentado las evidencias sobre el impacto que genera la invasión de especies exóticas sobre la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas (Mack *et al.* 2000, Vilà *et al.* 2010, Symberloff 2011). A pesar de las evidencias acumuladas, no se ha observado un patrón general, sino que los impactos dependen del atributo y del contexto ambiental considerados (Pysek *et al.* 2012). Se ha demostrado que las plantas exóticas pueden alterar, entre otras cosas, la composición de la flora nativa (May y Baldwin 2011), la productividad total de la comunidad (Pysek *et al.* 2012), el almacenamiento de carbono (Kooten *et al.* 2011) y el ciclado de nutrientes en el suelo (Evans *et al.* 2001, Scott *et al.* 2001, Liao *et al.* 2008, Timsina *et al.* 2011). Sin embargo, no está claro aún qué factores regulan la magnitud de estos efectos en los sistemas residentes.

Una manera simplificada de cuantificar el impacto total de una invasora a escala regional, es calcular la interacción entre el efecto *per capita*, la densidad de la invasora y el área de expansión (Parker *et al.* 1999). La densidad y el área ocupada representan el grado de invasión alcanzado y dependen, entre otras cosas, de la resistencia biótica de la comunidad (ver Capítulo 3: Introducción). Por lo tanto, es esperable que, al igual que el grado de invasión, el impacto también varíe con la composición de la comunidad, los rasgos de la invasora y la heterogeneidad ambiental (Parker *et al.* 1999, Ricciardi 2003, Lockwood *et al.* 2007). Por otro lado, sería esperable encontrar una relación positiva entre el grado de invasión y la magnitud del impacto; sin embargo, procesos denso-dependientes como la competencia intra-específica en la población invasora, podrían limitar sus efectos sobre la comunidad y el ecosistema (Parker *et al.* 1999), generando una relación no lineal entre el grado de invasión y el impacto. A pesar de la relación esperada entre el grado de invasión y de impacto (Ortega y Pearson 2005), gran parte de los estudios que evaluaron los impactos de las especies exóticas no han considerado la relación con la abundancia de la invasora (Vilà *et al.* 2011).

La resistencia biótica a la invasión y el impacto son dos procesos que ocurren simultáneamente, y que dependen del *fitness* relativo de las especies nativas y exóticas y de la superposición de nichos entre ambas (MacDougall *et al.* 2009). Estos dos elementos definen la intensidad de las interacciones y, como consecuencia, la coexistencia entre ambos componentes de la comunidad (Chesson 2000). MacDougall *et al.* (2009) proponen tres escenarios de impacto para las poblaciones nativas, según las posibles combinaciones entre ambas variables. Una amplia superposición de nichos junto con un bajo *fitness* de la exótica, resultaría en un grado de invasión y de impacto leves, debido a la exclusión competitiva que ejercen las nativas sobre la exótica. En cambio, una amplia superposición de nichos junto con un mayor *fitness* de la exótica respecto de las nativas, generaría un impacto importante, dado que la invasora desplazaría a una o más poblaciones nativas. Por último, una baja superposición de nichos facilitaría la invasión (independientemente del *fitness* relativo de las especies), pero en este caso no se esperaría el desplazamiento de poblaciones nativas, dado que estarían explotando recursos diferentes. Este último es un caso extremo, ya que es difícil imaginar una separación total de nichos entre las especies que conforman la comunidad. Sin embargo, es un modelo que permite formular predicciones, a partir de variables que representen el *fitness* de las especies y su nicho ecológico (MacDougall *et al.* 2009).

Es importante notar que este modelo sólo considera las consecuencias de la invasión sobre la estructura de la comunidad, ya que evalúa el impacto como la reducción en la abundancia de poblaciones nativas (MacDougall *et al.* 2009). En cambio, no considera los posibles efectos sobre el funcionamiento (procesos) del ecosistema. El enfoque de grupos

funcionales permite incorporar explícitamente predicciones acerca del impacto funcional de las invasiones (Tilman *et al.* 1997, Dukes 2001, Díaz y Cabido 2001). En este sentido, una mayor diferenciación de nichos entre residentes y exóticas, medida como diferencias en rasgos funcionales, amortiguaría los impactos inmediatos sobre poblaciones nativas (MacDougall *et al.* 2009), pero afectaría el funcionamiento de la comunidad, debido a la incorporación de nuevos rasgos funcionales o a cambios en la abundancia relativa de estos rasgos (Chapin 2003, D'Antonio *et al.* 2005). Las diferencias en los rasgos funcionales pueden estar dadas por ejemplo, por diferencias fisiológicas (C_3 vs. C_4), fenológicas, o morfológicas, o por la asociación simbiótica con bacterias fijadoras de nitrógeno (leguminosas vs. no leguminosas) (Tilman *et al.* 1997, Cleland *et al.* 2007). También existen evidencias de impactos indirectos sobre poblaciones nativas, a partir de cambios en el funcionamiento del ecosistema (Simberloff *et al.* 2011). Por todo esto, es importante evaluar los cambios estructurales y funcionales generados por la invasión en distintos niveles de organización (Vilá *et al.* 2010), siendo el uso de grupos funcionales una herramienta útil para evaluar y predecir esos cambios.

En general, se ha observado que la invasión de especies exóticas reduce la biomasa de las especies nativas (Vilà y Weiner 2004), mientras que aumenta la productividad primaria neta aérea (PPNA) de la comunidad (Vilà *et al.* 2011). Este patrón no necesariamente refleja el efecto que generan la mayoría de las especies exóticas, sino probablemente un sesgo en la evaluación de los impactos de aquellas especies que son más exitosas (Vilà y Weiner 2004, Ortega y Pearson 2005). Tal como se explica más arriba, el efecto sobre la PPNA total de la comunidad, dependerá de la habilidad competitiva (*fitness*) relativa entre las especies exóticas y las nativas (Vilà y Weiner 2004, MacDougall *et al.* 2009). En sistemas productivos, las especies exóticas son introducidas y promovidas con el objetivo de generar cambios en el ecosistema que permitan la obtención de bienes y servicios (e.g. madera, alimento, sombra, ornamentación). En particular, en sistemas de producción animal se busca un incremento en la calidad del forraje y/o en la PPNA total de la comunidad (Jacobo *et al.* 2000, DiTomaso 2000). No obstante, la introducción puede generar impactos negativos no esperados sobre el ecosistema o bien funcionar como vector para la introducción de otras especies (Cohen y Carlton 1998, Lockwood *et al.* 2007). A pesar de las limitaciones que pueda tener la cuantificación del efecto ocasionado por especies invasoras (Parker *et al.* 1999), es importante evaluar sus impactos tanto para definir prioridades de manejo como para formular predicciones a escala local y regional (Ricciardi 2003, Strayer *et al.* 2006).

En los pastizales de la Pampa Deprimida, se ha observado que las especies introducidas para mejorar la calidad forrajera (e.g. *Lolium multiflorum*, *Festuca arundinacea* y *Lotus spp.*), efectivamente aumentan la productividad primaria neta aérea de la comunidad, sobre todo en suelos enriquecidos con nitrógeno o fósforo (Insausti y Quinos 2000, Agnusdei *et al.* 2001, Rodríguez *et al.* 2007). A su vez, los pastos introducidos pueden comportarse como especies invasoras, limitando el establecimiento de los pastos nativos (Tognetti y Chaneton 2012) y reduciendo la diversidad total de la comunidad (Omacini *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 2010). Por otro lado, la invasión de dicotiledóneas exóticas asociada con la introducción del ganado (Soriano 1991), tiene un efecto negativo sobre la PPNA bajo condiciones de pastoreo intenso (Rush y Oesterheld 1997), y genera cambios en la descomposición y el ciclado de nutrientes (Chaneton *et al.* 1996, Garibaldi *et al.* 2007). Estos efectos son explicados a partir de los rasgos particulares de estas especies, incluyendo su forma de crecimiento postrada, baja productividad y baja relación C:N. Todavía no ha sido estudiado el impacto que generan las especies exóticas forrajeras sobre la abundancia y la

productividad de la comunidad de pastos nativos. Si bien se desconoce el *fitness* relativo de especies como *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis*, respecto de las especies nativas, el éxito alcanzado por estas invasoras sugiere que pueden tener impactos negativos sobre el componente nativo del pastizal (Perelman *et al.* 2007, Tognetti *et al.* 2010, Tognetti y Chaneton 2012) e impactos positivos sobre la PPNA total de la comunidad. Sin embargo, para el caso de invasión por *Lotus tenuis*, al ser una especie fijadora de nitrógeno, ésta podría generar efectos positivos sobre el crecimiento de los pastos a partir de un aumento en la disponibilidad de nitrógeno. Este tipo de efectos positivos ha sido observado en pastizales pampeanos, en particular sobre *Paspalum dilatatum* (Quinos *et al.* 1998).

El objetivo general de este capítulo es analizar experimentalmente el impacto de la introducción de *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis* sobre la estructura y el funcionamiento de comunidades que difieren en la composición de grupos funcionales nativos. Se desprenden tres objetivos específicos: 1) evaluar el impacto de las invasoras sobre la PPNA del componente nativo y sobre la PPNA de toda la comunidad (incluyendo la invasora), 2) evaluar si la intensidad de defoliación altera el impacto generado sobre esas comunidades, y 3) evaluar en qué medida el impacto generado depende del grado de invasión alcanzado.

Teniendo en cuenta los antecedentes descritos, se plantearon las siguientes hipótesis y predicciones:

HIPÓTESIS 1: el impacto que ejercen las especies invasoras sobre la comunidad depende del grado de superposición temporal de nichos y del *fitness* relativo de la especie invasora respecto de la comunidad receptora, dado que esto determina la intensidad de la competencia por los recursos y el éxito (abundancia) de la invasión.

Predicción 1: *Lolium multiflorum* (pasto anual invierno-primaveral) reducirá la PPNA de los pastos nativos principalmente en las comunidades compuestas por pastos invernales. En cambio, *Lotus tenuis* (leguminosa primavera-verano) reducirá la PPNA de los pastos nativos, principalmente en las comunidades compuestas por pastos estivales (ver Fig. 1.1).

Alternativamente, *Lotus* generará un efecto positivo por el pastizal nativo, debido a interacciones de facilitación (Quinos *et al.* 1998).

Predicción 2: El impacto de la invasión de *Lolium* y *Lotus* sobre comunidades de pastos funcionalmente más diversas, será intermedio con respecto al observado en comunidades dominadas por un solo grupo funcional (efecto aditivo de la diversidad).

Predicción 3: La magnitud del impacto que genera la invasión sobre los pastos nativos, estará relacionada positivamente con el grado de invasión alcanzado. A mayor grado de invasión (biomasa de la exótica), menor será la biomasa producida por los pastos nativos.

Predicción 4: La introducción de una especie invasora aumentará la PPNA total de la comunidad, aunque desplace parcialmente a las especies nativas (sobre-compensación de la invasora).

Alternativamente, las comunidades cuyas especies sean muy afectadas por la invasión, no mostrarán un cambio significativo en la biomasa total producida.

Predicción 5: El patrón fenológico de la comunidad, cambiará en función de la complementariedad temporal con la invasora. *Lolium* aumentará el IVN invernal en las comunidades de verano (PNV); mientras que *Lotus* aumentará el IVN estival en las comunidades de invierno (PNI).

HIPÓTESIS 2: La defoliación reduce la intensidad de las interacciones de competencia entre los componentes de una comunidad, incluyendo las interacciones entre las especies nativas residentes y las exóticas introducidas.

Predicción 6: El aumento de la intensidad de defoliación reducirá las diferencias observadas en los impactos que generen las invasoras en comunidades con distinta composición de grupos funcionales.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. *Diseño experimental*

Para abordar los objetivos propuestos y evaluar ambas hipótesis, se utilizó el experimento factorial en bloques con tres factores fijos (Composición funcional, Intensidad de defoliación y Especie invasora) descrito en el Capítulo 3. En este caso, se excluyó un nivel del factor Composición funcional (Sin comunidad receptora: control de invasión) y se agregó un nivel en el factor Invasora (Sin invasora: control de impacto). De manera que el diseño completo del experimento fue el siguiente:

1. Composición funcional (3 niveles):
 - pastos nativos de invierno (PNI)
 - pastos nativos de verano (PNV)
 - pastos nativos de invierno y verano (PNIV)
2. Intensidad de defoliación (2 niveles):
 - baja intensidad (-C)
 - alta intensidad (+C)
3. Especie invasora (3 niveles):
 - *Lolium multiflorum*
 - *Lotus tenuis*
 - Control sin invasora

En total se establecieron 18 tratamientos con 5 repeticiones (bloques) cada uno, generando un total de 90 unidades experimentales. La combinación de los tres niveles del factor Composición funcional y el nivel “sin invasora” del factor Especie conforman las comunidades de pastos nativos sin invasión, que representan los Controles para evaluar el impacto generado por la introducción de cada especie exótica (*Lolium* y *Lotus*) sobre las comunidades nativas. Para una descripción completa del ensamble de las comunidades, ver Capítulo 3: sección 3.2.1. Diseño Experimental.

BLOQUE V
- Corte

29sept2010

Sin invasora
 (Control impacto)

Con *Lolium*

Con *Lotus*
**PNI****PNV****PNIV**
Sin comunidad
 (Control invasión)

BLOQUE V
+ Corte
Sin invasora
 (Control impacto)

Con *Lolium*

Con *Lotus*
**PNI****PNV****PNIV**
Sin comunidad
 (Control invasión)

Fig. 4.1. Foto de las unidades experimentales correspondientes a un bloque. Las líneas indican los niveles del factor Invasora, y las columnas los niveles del factor Composición, para baja o alta intensidad de Corte (arriba y abajo respectivamente). PNI: pastos nativos de invierno, PNV: pastos nativos de verano, PNIV: pastos nativos de invierno y verano. Las primeras tres columnas corresponden a los tratamientos descritos en este capítulo, mientras que en el Capítulo 3 se describieron los tratamientos correspondientes a las dos últimas filas para ambos niveles de corte.

4.2.2. Caracterización de las comunidades

Para evaluar la homogeneidad inicial de las comunidades se midieron la cobertura aérea total y el contenido de carbono orgánico y de nutrientes en el suelo, según la metodología descrita en la sección 3.2.3. del Capítulo 3, pero incluyendo solo las 90 unidades experimentales utilizadas para evaluar los impactos de la invasión. Las diferencias en cobertura aérea se evaluaron mediante análisis de varianza factorial (ANOVA) incluyendo los factores Composición (3 niveles), Intensidad de Corte (2 niveles) y Bloque (5 niveles). Las variables edáficas se resumen por el promedio (\pm desvío estándar, $n = 90$) de todas las comunidades.

La cobertura aérea inicial de las comunidades fue de 86% y fue independiente de la composición de grupos funcionales ($F_{2,8} = 1,41$; $P > 0,1$). El aumento de la intensidad de corte redujo un 4% la cobertura aérea ($F_{1,4} = 20,4$; $P < 0,05$). El sustrato utilizado contenía, en promedio 1,63 % (DS = 0,26) de carbono oxidable, $50,4 \mu\text{g NO}_3^- \text{g}^{-1}$ (DS = 10,4), $10,9 \mu\text{g NH}_4^+ \text{g}^{-1}$ (DS = 3,9) y $5,3 \mu\text{g PO}_4^{2-} \text{g}^{-1}$ (DS = 0,9). El coeficiente de variación fue menor a 0,21, excepto para el amonio que fue 0,36. Estos valores fueron muy similares a los informados en el Capítulo 3.

4.2.3. Impacto de la invasión

Para evaluar el impacto de la invasión sobre la biomasa acumulada de la comunidad nativa (Predicción 1, 2 y 6) y de toda la comunidad (Predicción 4), se midieron las siguientes variables: Biomasa aérea Total, Biomasa aérea de Nativas (incluyendo partes reproductivas) y Biomasa de Inflorescencias Nativas, como medida del efecto generado sobre la capacidad reproductiva de los pastos nativos. Para estas tres variables se utilizó la biomasa aérea cosechada durante la aplicación del tratamiento Intensidad de Corte en el período junio 2010-junio 2011, que fue el mismo para el cual se evaluó el grado de invasión de ambas especies (Capítulo 3). La suma de las biomásas cosechadas en los tratamientos con mayor intensidad de corte será interpretada como la PPNA de la comunidad. Todas las variables de biomasa se analizaron mediante análisis de varianza factorial (ANOVA) incluyendo los factores Composición (3 niveles), Intensidad de Corte (2 niveles) y Bloque (5 niveles). El efecto principal de la intensidad de corte no será interpretado, dado que a mayor intensidad de corte es esperable una mayor biomasa de nativas y por lo tanto no se puede interpretar como mayor PPNA. Este efecto será evaluado al finalizar el experimento a partir de una cosecha final al ras del suelo de todas las comunidades (datos no mostrados en esta tesis). Sin embargo, la incorporación de este factor con las cosechas parciales permite evaluar si la intensidad de corte modifica el efecto de la composición funcional de la comunidad.

Para explorar la relación entre la magnitud de invasión y el impacto (Predicción 3), se utilizó análisis de regresión con la biomasa de la invasora como variable independiente y la biomasa de nativas o de inflorescencias nativas como variables dependientes. Este análisis se realizó para cada exótica por separado debido a la interacción Invasora \times Composición (Tabla 4.1. Resultados), y agrupando las parcelas para ambas intensidades de corte, debido a que la interacción entre Intensidad de corte y los demás factores no fue significativa ($P > 0,05$).

Para ayudar a interpretar los impactos observados sobre la PPNA de la comunidad nativa y de toda la comunidad, y como medida de impacto ambiental de la invasión, se midió

el contenido de carbono, nitratos, amonios y fósforo extractable del suelo, y la radiación fotosintéticamente activa interceptada por la comunidad (PAR). Los nutrientes del suelo se midieron al finalizar el segundo año experimental (diciembre 2011) y la PAR interceptada se midió en la primavera y verano del primer año de crecimiento de las invasoras (octubre 2010 y marzo 2011). El detalle de la medición de estas variables se encuentra en el Capítulo 3 (sección 3.2.3. Caracterización de las comunidades). Los nutrientes del suelo y la PAR para cada fecha fueron analizados mediante ANOVAs univariados, incluyendo Composición (3 niveles: PNI, PNV, PNIV), Invasora (3 niveles: *Lolium*, *Lotus*, Control) e Intensidad de Corte (2 niveles) como factores fijos y Bloque (5 niveles) como factor aleatorio. Cuando hubo un efecto significativo de algún factor o de la interacción entre factores, se realizaron comparaciones *a posteriori* (prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0,05$).

Para evaluar el efecto de la invasión sobre la fenología de las comunidades (Predicción 5), se midió el patrón anual del Índice Vegetación Normalizado (IVN) en 6 fechas del segundo año experimental (Pettorelli *et al.* 2005). La metodología se explica en el Capítulo 3 (sección 3.2.3. Caracterización de las comunidades). En este experimento, el IVN no es un buen estimador de la PPNA de la comunidad, debido a que las comunidades sometidas a menor intensidad de corte presentan mayor cantidad de biomasa muerta, lo cual genera una disminución del IVN que no necesariamente se traduce en una disminución de la PPNA (Di Bella *et al.* 2004). Para evitar este sesgo, se excluyeron del análisis las comunidades sometidas a menor intensidad de corte. El IVN se analizó mediante ANOVA con medidas repetidas, incluyendo Composición (3 niveles: PNI, PNV, PNIV) e Invasora (3 niveles: *Lolium*, *Lotus*, Control) como factores fijos y Bloque (5 niveles) como factor aleatorio. La fecha de medición (tiempo) ingresó al modelo como factor de medida repetida. Dado que se observó una interacción Invasora \times Tiempo, se realizaron ANOVAs para cada fecha por separado.

En todos los casos, la significación estadística de los efectos principales y sus interacciones fueron evaluadas utilizando el estimador de la varianza de su interacción con el Bloque como denominador de la prueba de Fisher correspondiente a cada término del modelo. Cuando hubo un efecto significativo de algún factor o de la interacción entre factores, se realizaron comparaciones *a posteriori* (prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0,05$). Para responder específicamente la predicción 5, se evaluó en las fechas de Marzo (verano) y Agosto (invierno) la interacción Composición \times Invasora (prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0,05$), aún si el análisis univariado no mostrara una interacción significativa; dado que el bajo número de réplicas que representa esta interacción ($n = 5$), disminuye la probabilidad de encontrar diferencias significativas entre tratamientos (error de Tipo II). Por el mismo motivo, dada la interacción triple marginal observada para la Biomasa Total de la comunidad (Tabla 4.1), que responde a la predicción 6, se procedió a comparar los efectos para cada tratamiento respecto del Control (prueba LSD de Fisher, $\alpha = 0,05$). En todos los casos en los que resultó necesario, las variables fueron transformadas para reducir la heterocedasticidad de los residuales (Underwood 2001).

El resultado de la interacción entre grupos funcionales nativos sobre el impacto generado por la invasión (Predicción 2), se evaluó *a posteriori* para las variables Biomasa aérea Total, Biomasa aérea de Nativas (incluyendo partes reproductivas) y Biomasa de Inflorescencias Nativas. Dado que el efecto de la invasión sobre la Biomasa aérea total dependió del nivel de corte, la prueba de aditividad se realizó para cada nivel de corte por separado (prueba *t* apareada, $gl = 4$). En cambio, tanto para la Biomasa aérea de Nativas como

de Inflorescencias, se agruparon las comunidades sometidas a distinta intensidad de corte (prueba *t* apareada, *gl* = 9). Para realizar los cálculos de la prueba de aditividad, se siguió el mismo procedimiento del Capítulo 3 (sección 3.2.4. Evaluación de la magnitud de invasión).

4.3. RESULTADOS

4.3.1 Impactos sobre la biomasa de la comunidad

La invasión tuvo un efecto negativo sobre la biomasa producida por los pastos nativos residentes, aunque este efecto varió sustancialmente según la especie invasora y la composición de la comunidad nativa (Tabla 4.1). *Lolium* no afectó significativamente la producción de biomasa en las comunidades simples (PNI y PNV), a pesar del grado de invasión alcanzado; mientras que la redujo un 50% en las comunidades mixtas (PNIV) (Fig. 4.2a). A su vez, *Lotus* redujo la producción de biomasa un 40% en las comunidades de pastos invernales (PNI) y un 25% en las comunidades mixtas (PNIV), pero no afectó la producción de las comunidades de pastos estivales (PNV), a pesar de haber invadido de igual manera las tres comunidades.

Los efectos de la invasión sobre la aptitud reproductiva de los pastos nativos, siguió un patrón similar al observado sobre la biomasa producida por la comunidad nativa. La invasión por ambas especies exóticas redujo significativamente la aptitud reproductiva de los pastos nativos en las comunidades de pastos invernales (PNI) y en las mixtas (PNIV), pero no en las de pastos estivales (PNV) (Tabla 4.1, Fig. 4.2b). La invasión por *Lolium* tuvo mayor impacto en PNIV respecto de PNI, ya que redujo la biomasa de inflorescencias en un 70% y 20% respectivamente, mientras que *Lotus* la redujo de manera similar en ambas comunidades (30–40%). Los efectos de la invasión sobre la biomasa total y reproductiva de los pastos residentes fueron independientes de la intensidad de corte aplicada (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. ANOVA de la biomasa acumulada durante el primer año de crecimiento (junio 2010-junio 2011). El análisis consideró al bloque (*n* = 5) como efecto aleatorio. *gl*: grados de libertad del numerador; grados de libertad del denominador.

	<i>gl</i>	Biomasa Total Comunidad		Biomasa Total Nativas		Biomasa Flores Nativas	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Invasora	2;8	7,99	0,012	3,64	0,075	5,62	0,030
Composición	2;8	3,24	0,093	3,23	0,094	5,13	0,037
Corte	1;4	139,54	0,000	85,33	0,001	4,07	0,114
Invasora x Comp.	4;16	0,40	0,807	3,65	0,027	3,69	0,026
Composición x Corte	2;8	0,18	0,839	0,42	0,672	1,65	0,251
Invasora x Corte	2;8	5,23	0,035	0,95	0,427	3,36	0,087
Invasora x Comp. x Corte	4;16	2,69	0,069	1,08	0,398	0,91	0,482

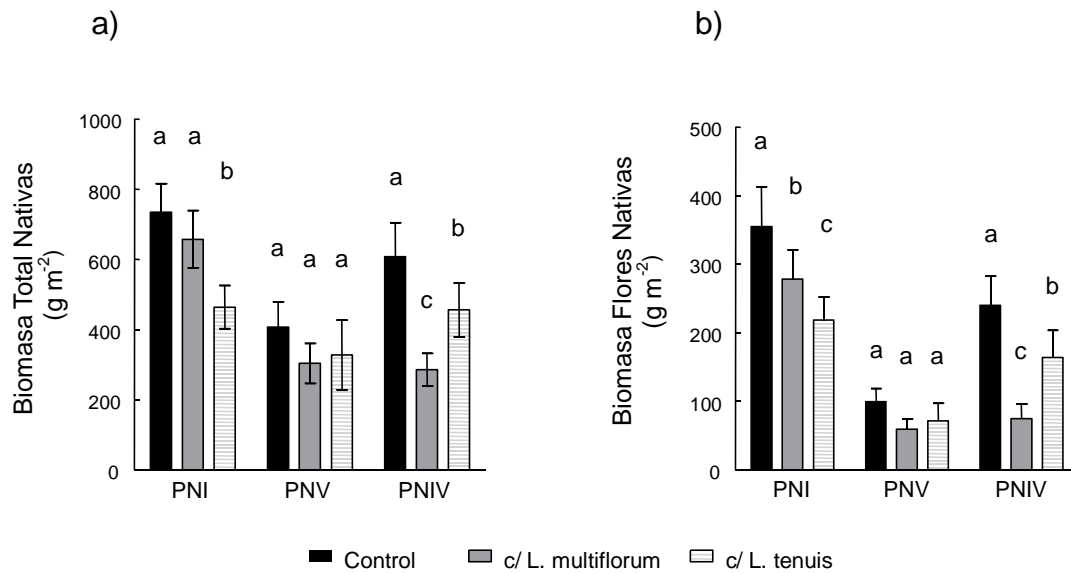


Fig. 4.2. Efecto de la invasión de *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis* sobre la biomasa aérea total (a) y la biomasa de inflorescencias (b) de los pastos nativos, en comunidades con distinta composición de grupos funcionales (n = 10). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las comunidades invadidas y la no invadida, dentro de cada composición funcional (Fisher LSD, $P < 0,05$).

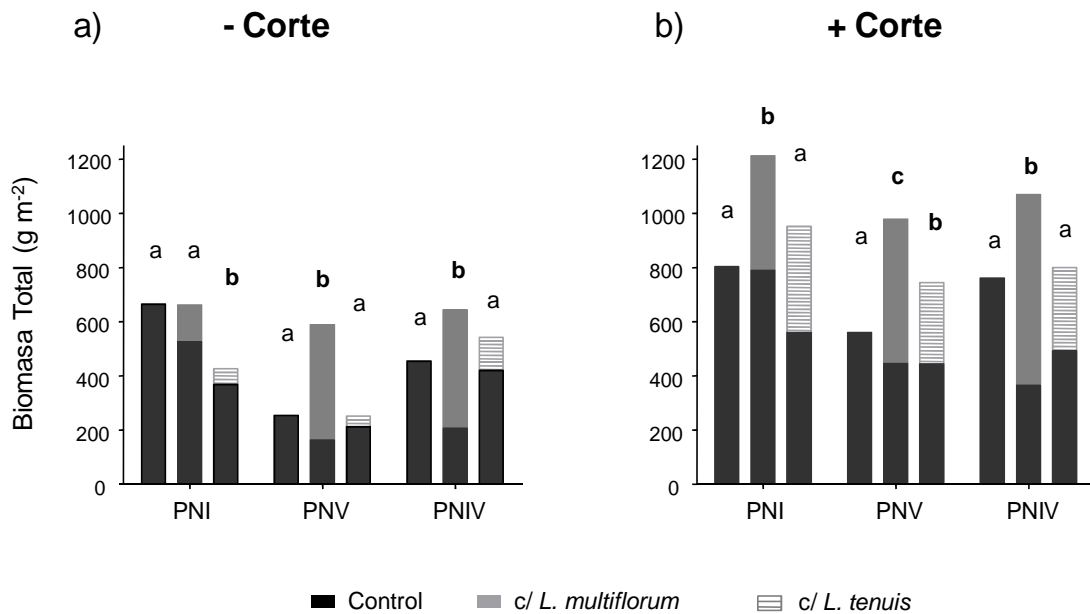


Fig. 4.3. Efecto de la invasión de *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis* sobre la biomasa total de la comunidad producida durante el primer año de crecimiento en comunidades de pastos nativos sometidas a baja (a) o alta intensidad de Corte (b). Letras diferentes muestran diferencias significativas de la biomasa total de la comunidad, entre las comunidades invadidas y la no invadida, dentro de cada nivel de corte (Fisher LSD; n = 5; $P < 0,05$). Las columnas muestran el promedio de la biomasa total para cada tratamiento, la porción negra muestran la contribución de los pastos nativos a la biomasa total (equivalente a los promedios de Fig. 4.2.), y las porciones gris o con rayas muestran la contribución de las invasoras (ver referencias debajo del gráfico).

El efecto de la invasión sobre la biomasa total de la comunidad (incluyendo a la invasora) dependió de la especie invasora y de la intensidad de corte, y varió marginalmente con la composición funcional de la comunidad nativa (Tabla 4.1). Un análisis detallado de esta interacción mostró que, a baja intensidad de corte, la invasión de *Lolium* tuvo un efecto positivo sobre la producción total de biomasa en la comunidad con pastos de verano (PNV), donde la invasión duplicó la biomasa total, y sobre la comunidad mixta (PNIV), donde la invasora sobrecompensó el efecto negativo sobre la biomasa de los pastos nativos. En cambio, *Lotus* redujo la biomasa total de las comunidades con pastos de invierno (PNI) menos defoliadas (Fig. 4.3a). Por otro lado, con alta intensidad de corte, *Lolium* aumentó la producción total de biomasa casi un 50% en todas las comunidades, sobrecompensando nuevamente los efectos negativos observados en la comunidad mixta (PNIV). Por su parte, *Lotus* aumentó un 20% la biomasa total de las comunidades estivales (PNV) y, en este nivel de corte, compensó los efectos negativos generados sobre los pastos nativos en PNI y PNIV (Fig. 4.3b).

En las comunidades mixtas (PNIV), el efecto negativo de *Lolium* sobre la biomasa total de pastos nativos y de sus inflorescencias, resultó mayor al esperado según los efectos observados en las comunidades simples (prueba de aditividad para pastos nativos e inflorescencias: $P = 0,032$ y $P = 0,025$ respectivamente) (Fig. 4.2). Este resultado concuerda con el efecto no aditivo de los grupos funcionales sobre la invasión por *Lolium* discutido en el capítulo 3 (ver proporción de *Lolium* en la comunidad mixta respecto de las comunidades simples en Fig. 4.3). En cambio, cuando *Lotus* invadió las comunidades mixtas, redujo la biomasa total de pastos nativos y de inflorescencias nativas de acuerdo a lo esperado bajo efectos aditivos ($P > 0,1$ en ambas pruebas de aditividad) (Fig. 4.2). Por otro lado, los efectos de ambas invasoras sobre la biomasa acumulada total de la comunidad (incluyendo la invasora), fueron aditivos en los dos niveles de intensidad de corte (prueba de aditividad: $P > 0,1$) (Fig. 4.3).

La biomasa acumulada de los pastos nativos y sus inflorescencias se relacionó negativamente con la magnitud de invasión de *Lolium* (Fig. 4.4a). En el caso de *Lotus*, la magnitud de invasión sólo se relacionó negativamente y de manera marginal con la biomasa de inflorescencias de pastos nativos (Tabla 4.2). En cambio, la biomasa aérea total acumulada por la comunidad (incluyendo la invasora), se relacionó positivamente con el grado de invasión de ambas especies exóticas (Tabla 4.2., Fig. 4.4b), explicando entre un 20 y un 30% la biomasa total de la comunidad.

Tabla 4.2. Regresión lineal simple entre la biomasa acumulada de nativas, de las inflorescencias o de toda la comunidad (incluyendo exótica) y la magnitud de invasión.

	<i>P</i>	<i>r</i> ²
Nativas = 581,3 - 0,37 <i>Biomasa Lolium</i>	0,003	0,13
Flor Nativas = 241,3 - 0,26 <i>Biomasa Lolium</i>	0,001	0,21
Biomasa Total = 581,28 + 0,63 <i>Biomasa Lolium</i>	0,001	0,31
Nativas = 131,6 - 0,06 <i>Biomasa Lotus</i>	0,483	0,01

Flor Nativas = $212,8 - 0,2 \text{ Biomasa Lotus}$	0,046	0,07
Biomasa Total = $513,8 + 0,86 \text{ Biomasa Lotus}$	0,001	0,24

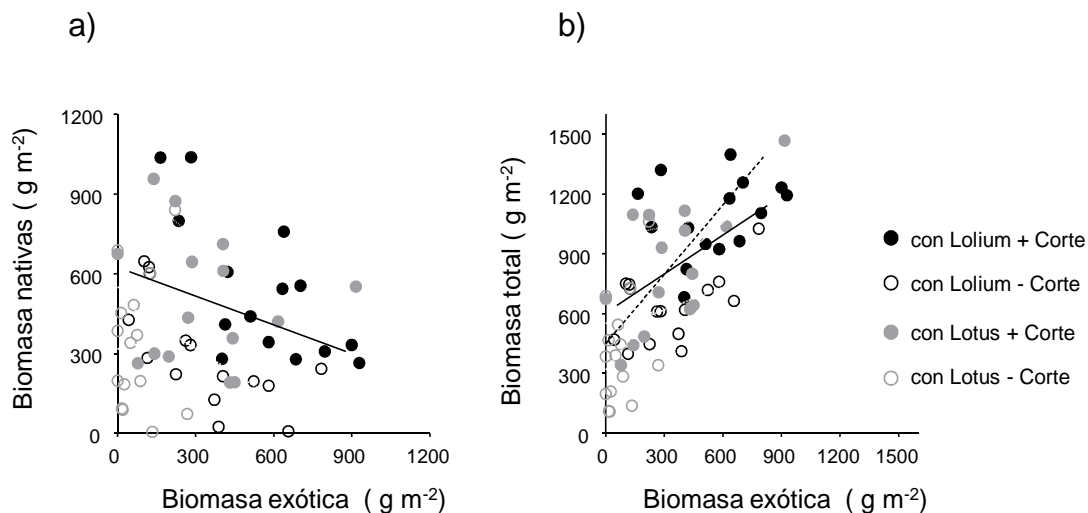


Fig. 4.4. Biomasa acumulada de pastos nativos (a) y biomasa acumulada total de la comunidad (b) en relación a la biomasa de invasoras, en las comunidades invadidas por *Lolium multiflorum* y *Lotus tenuis*. Cada símbolo representa una unidad experimental y la línea de regresión representa la función de mejor ajuste ($n = 30$), para las comunidades invadidas por *Lolium* (línea entera) o *Lotus* (línea punteada) en los casos en que la relación fue significativa (ver Tabla 4.2).

4.3.2. Cambios en el IVN de la comunidad

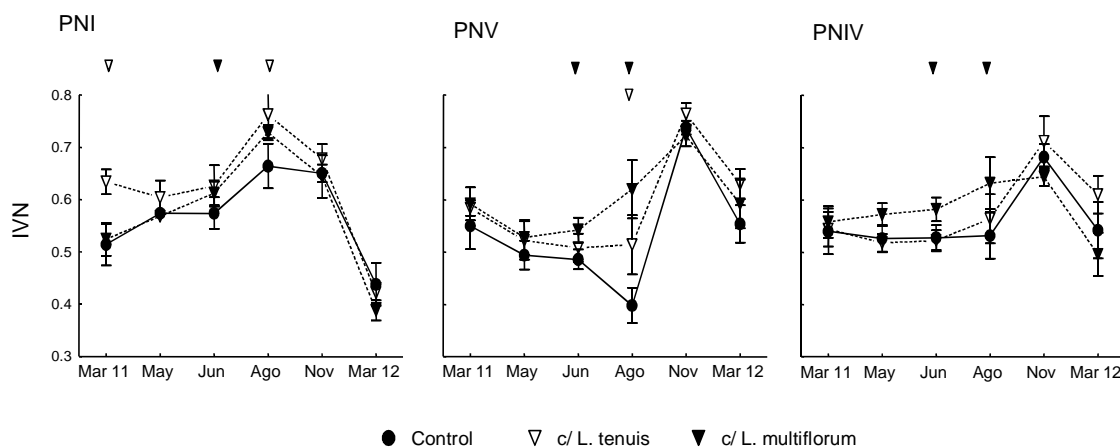
Las comunidades con distinta composición funcional mostraron una clara diferenciación fenológica de acuerdo a lo esperado (Composición \times Tiempo, Tabla 4.4). Las comunidades de invierno (PNI) tuvieron el valor máximo de IVN en Agosto y el mínimo en Marzo, mientras que las de verano (PNV) mostraron el valor máximo en Noviembre y el mínimo en Agosto. En general, las comunidades mixtas (PNIV) presentaron valores intermedios de IVN respecto de las simples (Fig. 4.5 PNIV). El efecto de la invasión, dependió del momento del año (Invasora \times Tiempo, Tabla 4.4). La invasión con *Lolium*, cambió el patrón anual de IVN a partir de un incremento en los meses de invierno (Junio y Agosto); mientras que la invasión por *Lotus* generó un efecto similar en verano e invierno (Marzo 2011 y Agosto) (Fisher LSD, $\alpha=0,05$). En Marzo, *Lotus* aumentó el IVN de las comunidades invernales (PNI); en Junio, *Lolium* aumentó el IVN de las tres comunidades; y en Agosto, *Lotus* aumentó el IVN de las comunidades simples, mientras que *Lolium* aumentó el IVN de las comunidades estivales y la mixta (Fig. 4.5., Fisher LSD, $\alpha=0,05$).

Tabla 4.3. ANOVA con medidas repetidas en el tiempo del índice de vegetación normalizado (IVN) de las comunidades experimentales. El análisis incluyó al bloque ($n = 5$) como efecto aleatorio. gl: grados de libertad del numerador; grados de libertad del denominador.

IVN 2011			
	gl	<i>F</i>	<i>P</i>
Invasora	2;8	3,53	0,079
Composición	2;8	0,77	0,493
Invasora x Comp.	4;16	3,17	0,043
Tiempo	5;20	11,66	0,000
Tiempo x Invasora	10;40	5,10	0,000
Tiempo x Comp.	10;40	11,85	0,000
Tiempo x Invasora x Comp.	20;80	1,15	0,321

Tabla 4.4. ANOVA de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) interceptada por el canopeo de las comunidades en octubre de 2010 y marzo de 2011. El factor bloque ($n = 5$) fue considerado como efecto aleatorio en los análisis. gl: grados de libertad del numerador; grados de libertad del denominador.

numerador, grados de libertad del denominador.					
		Octubre 2010		Marzo 2011	
	gl	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Invasora	2;8	6,39	0,022	0,37	0,703
Composición	2;8	6,11	0,024	1,15	0,364
Corte	1;4	98,87	0,001	327,82	0,000
Invasora x Comp	4;16	0,37	0,827	1,42	0,272
Invasora x Corte	2;8	0,45	0,653	4,74	0,044
Comp x Corte	2;8	1,06	0,391	0,83	0,472
Invasora x Comp x Corte	4;16	1,97	0,149	2,96	0,053

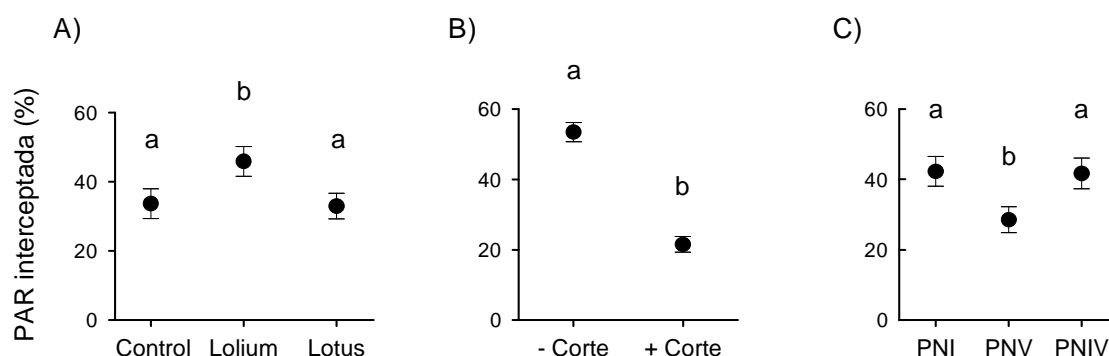


4.5. Efecto de la invasión sobre el patrón anual del índice de vegetación normalizado (IVN) observado en los tres tipos de comunidades. Los símbolos por encima de las líneas correspondientes a *Lolium* (▼) o *Lotus* (▽), muestran las fechas en las que la invasión aumentó significativamente el IVN de la comunidad invadida con respecto al Control (Anova para cada fecha) ($n = 5$).

4.3.3. Cambios en la disponibilidad de recursos

En primavera (Octubre), la invasión por ambas especies exóticas, la intensidad de corte y la composición de la comunidad residente tuvieron efectos significativos sobre la radiación (PAR) interceptada por el canopeo vegetal (Tabla 4.5). Las comunidades invadidas por *Lolium* interceptaron un 10% más de radiación que las comunidades invadidas por *Lotus* y las no invadidas (Fig. 4.6A). Por otro lado, el aumento de la intensidad de corte causó una reducción del 30% en la radiación PAR interceptada por el canopeo (Fig. 4.6B). Por último, las comunidades de pastos invernales y las mixtas (PNI y PNIV) interceptaron un 15% más de radiación que las comunidades de pastos estivales (PNV), independientemente de la introducción de exóticas (Fig. 4.6C).

A fines del verano (Marzo) se mantuvo el efecto significativo de la intensidad de corte sobre la radiación PAR interceptada. Por otro lado, la invasión por *Lotus* generó un efecto marginal sobre la PAR interceptada, y este efecto dependió ligeramente del nivel de corte (Tabla 4.5). La invasión por *Lotus* disminuyó levemente la PAR interceptada en comunidades con menor intensidad de corte, respecto de las comunidades que recibieron mayor intensidad de corte (datos no mostrados), especialmente en las comunidades invernales (Tabla 4.5, Interacción triple marginal).



4.6. Efecto de la invasión (A), la intensidad de corte (B) y la composición funcional (C), sobre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) observada en primavera en las comunidades de pastos nativos. Letras minúsculas distintas muestran diferencias significativas entre tratamientos (Fisher LSD; $P < 0,05$).

El contenido de carbono lábil y de nitrógeno mineral (NO_3^- y NH_4^+) en el suelo, no se vieron afectados por los tratamientos (Tabla 4.6). Sin embargo, la invasión de exóticas y la composición funcional de la comunidad modificaron la concentración de fósforo extractable, independientemente de la intensidad de corte aplicada (Tabla 4.6). Las comunidades invadidas por *Lolium* tuvieron algo menos de fósforo en el suelo que las invadidas por *Lotus* y las no invadidas ($4,38 \mu\text{g g}^{-1}$ vs. $4,78$ y $4,87 \mu\text{g g}^{-1}$, respectivamente). Por otro lado, la concentración de fósforo fue 10% menor en el suelo de las comunidades de PNV que en las de PNI y PNIV ($4,53 \mu\text{g g}^{-1}$ vs. $4,88$ y $4,63 \mu\text{g g}^{-1}$, respectivamente), independientemente de la invasión.

Tabla 4.5. ANOVA para el contenido de carbono orgánico y la disponibilidad de nutrientes del suelo en las comunidades invadidas.

	gl	Cox		NO_3^-		NH_4^+		PO_4^{2-}	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Invasora	2;8	1,41	0,299	0,30	0,751	0,53	0,607	4,41	0,051
Composición	2;8	0,90	0,445	1,64	0,252	1,37	0,308	4,98	0,039
Corte	1;4	1,82	0,249	1,20	0,335	0,21	0,673	0,74	0,439
Invasora x Comp.	4;16	0,96	0,458	1,50	0,250	1,06	0,408	0,63	0,649
Invasora x Corte	2;8	0,27	0,774	1,81	0,225	1,73	0,238	1,77	0,232
Comp. x Corte	2;8	0,74	0,509	0,65	0,550	0,04	0,961	0,26	0,775
Invasora x Comp. x Corte	4;16	0,58	0,684	1,43	0,271	0,71	0,595	1,65	0,210

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Impacto sobre los grupos funcionales nativos

Los impactos de la invasión sobre las comunidades de pastos nativos dependieron de la identidad de la invasora, de la composición de la comunidad nativa y, en menor medida, de la magnitud de invasión, de acuerdo con lo propuesto por algunos autores (Parker *et al.* 1999, MacDougall *et al.* 2009). *Lolium* redujo la aptitud reproductiva de los pastos nativos de invierno (PNI), mientras que *Lotus* redujo además, la biomasa de esta comunidad. En cambio, ninguna de las dos invasoras afectó a los pastos nativos de verano (PNV) en la comunidad simple. Estos resultados concuerdan con lo esperado para *Lolium* pero no para *Lotus*; ya que de acuerdo a la superposición fenológica se esperaba un mayor impacto de *Lotus* sobre la comunidad de PNV (Predicción 1). Por otra parte, el grado de invasión alcanzado en las tres comunidades (Capítulo 3 y ver proporción de invasoras en Fig. 4.3) y la falta de impactos sobre PNV, sugiere un efecto *selectivo* de la composición a partir de su resistencia al impacto.

Distintos mecanismos pueden haber actuado para generar los impactos observados (Levine *et al.* 2003). Por un lado, la capacidad compensatoria de ambas exóticas, especialmente de *Lolium* (Fig. 4.3), sugiere que estas especies fueron más eficientes en el uso de los recursos, y por lo tanto presentaron mayor *fitness* que los grupos funcionales nativos (Chesson 2000). En el caso de *Lolium*, un alto *fitness* relativo y una mayor superposición fenológica con los PNI, estaría generando los impactos observados sobre la aptitud reproductiva de estos pastos (MacDougall *et al.* 2009). Sin embargo, la reducción generada por *Lolium* sobre la radiación (PAR) interceptada por la comunidad y sobre el fósforo del suelo, sumado al bajo impacto de *Lolium* sobre la biomasa de la comunidad nativa invernal, estaría indicando al mismo tiempo, cierto grado de complementariedad con los pastos nativos (Hector *et al.* 1999, Tilman 1999, 2001, Loreau y Hector 2001).

En cambio, dado que *Lotus* presentó una menor superposición fenológica con los PNI, otros mecanismos podrían explicar su efecto sobre la biomasa de PNI. La forma de crecimiento se ha observado que puede ser un factor determinante en los efectos de la invasión sobre la comunidad (Pysek *et al.* 2012). En este caso, la forma de crecimiento postrada y las ramificaciones secundarias de *Lotus*, le estarían permitiendo a ésta crecer por encima de los pastos nativos, generando un efecto de sombreo que permanecería durante buena parte del año (observación personal). Este mecanismo de “identidad” de la invasora se vería favorecido por la presencia activa de *Lotus* antes del inicio del rebrote de los PNI. Este efecto, generaría una ventaja temporal en el uso de los recursos, permitiendo el desplazamiento parcial de los pastos nativos (Wolkovich y Cleland 2011). Los pastos de verano (PNV), en cambio, fueron levemente superiores en extraer el fósforo del suelo y gracias a su metabolismo C₄ son más eficientes que los PNI (Tilman *et al.* 1997), lo cual les otorgaría ventajas competitivas (Fargione y Tilman 2005). Es probable que esto haya contribuido a que los PNV fueran menos susceptibles a la competencia con ambas invasoras.

La introducción de especies leguminosas tiende a generar cambios en el ciclo del C y del N en los sistemas invadidos (Liao *et al.* 2008). Sin embargo, en este experimento, *Lotus* no generó cambios en la disponibilidad de N en el suelo, y tampoco generó incrementos en la biomasa de pastos nativos (Quinos *et al.* 1998). Si bien no se ha analizado el contenido foliar de N de los pastos nativos, no parece haber ocurrido un efecto positivo de *Lotus* mediado por la incorporación de N al sistema (Yelenik *et al.* 2007). Por otro lado, sería interesante estudiar

otros mecanismos a partir de los cuales *Lotus* podría estar afectando negativamente a los PNI (Levine *et al.* 2003, Gurevitch y Padilla 2004). Por ejemplo, se ha observado que la excreción de compuestos alelopáticos inhibe el establecimiento de malezas exóticas en estadios sucesionales tempranos de este pastizal (Lattera 1997, Lattera y Bazzalo 1999), pero no se ha estudiado su efecto sobre pastos nativos en este sistema, aunque sí hay evidencias de efectos similares en otros pastizales (May y Baldwin 2011).

La relación negativa observada entre la biomasa de pastos nativos y la biomasa de *Lolium* sugiere que la magnitud de invasión fue importante en determinar los impactos observados (Predicción 3). Sin embargo, en el capítulo anterior, se observó que a pesar de que la composición funcional no fue lo suficientemente importante en determinar la resistencia biótica, en promedio, las comunidades de invierno (PNI) fueron menos invadidas que las comunidades con pastos de verano (PNV). En cambio, el impacto observado sobre los pastos nativos, siguió un patrón inverso, mostrando un mayor impacto sobre la comunidad menos invadida (PNI) respecto del observado en PNV (Fig. 4.3). Teniendo en cuenta que la magnitud de invasión por *Lolium* explicó sólo un 13% de la biomasa producida por los pastos nativos, y que la magnitud de invasión por *Lotus* no estuvo relacionada con los impactos observados, no hay evidencias suficientes para atribuir a la magnitud de invasión un rol determinante en los impactos que generaron estas especies exóticas. Este resultado no es el esperado según la proposición de Parker y col. (1999) y otros autores (Ricciardi 2003, Maron y Marler 2008), quienes sugieren que el impacto de una invasora depende del grado de invasión alcanzado. Por el contrario, la superposición temporal de nichos, los efectos de prioridad y un mayor *fitness* de las invasoras (MacDougall *et al.* 2009, Wolkovich y Cleland 2011), estarían siendo más importantes en determinar el impacto de la introducción de especies exóticas sobre los PNI, mientras que rasgos particulares de los PNV los haría más resistentes al impacto. Es importante resaltar que las condiciones óptimas del recurso hídrico en el microcosmos, estarían evitando el estrés hídrico que sufren los pastos nativos de verano en condiciones naturales y el efecto de prioridad que podrían tener los PNI sobre este recurso; lo cual sería una ventaja más a favor de este grupo en este experimento.

Por último, una mayor intensidad de corte no redujo las diferencias de los impactos observados en las comunidades con distinta composición de grupos funcionales. Contrario a lo esperado (Predicción 6), los efectos de la invasión sobre los pastos nativos fueron independientes de la intensidad de defoliación. Este resultado es particularmente llamativo para los efectos observados sobre PNI, ya que es esperable que la remoción de biomasa en ambientes no estresantes, reduzca las interacciones de competencia (Chaneton y Facelli 1991, Dickson y Foster 2008). Por lo tanto, esto refuerza los efectos selectivos sobre PNI, especialmente porque *Lolium* afectó negativamente a esta comunidad, a pesar de que su crecimiento disminuyó con baja intensidad de defoliación. Estos resultados indican que el impacto de la invasión sobre la comunidad nativa no se explicaría simplemente por la biomasa producida por la especie exótica.

4.4.2. Impacto sobre la PPNA de la comunidad

La invasión no aumentó la PPNA de la comunidad en todas las comunidades, sino que el efecto sobre la PPNA dependió de la composición de grupos funcionales (Predicción 4). El mecanismo de complementariedad y el efecto de selección han sido propuestos para explicar el aumento de la PPNA con la incorporación de especies en una comunidad (Tilman *et al.* 1997, Tilman 1999, Loreau y Hector 2001), especialmente para valores bajos de riqueza de especies (Hooper *et al.* 2005). Si la invasión aumentara la PPNA sin desplazar a los pastos nativos, se interpretaría como un efecto de complementariedad de nichos entre las nativas y la exótica introducida (MacDougall *et al.* 2009). Alternativamente, la invasión podría aumentar la PPNA total a partir de una sobrecompensación del efecto negativo generado sobre los pastos nativos (Vilà y Weiner 2004), lo cual sería interpretado como un efecto de selección definido por el mayor *fitness* (y productividad) de la especie exótica introducida.

En este experimento, *Lolium* no disminuyó la biomasa de los pastos nativos en las comunidades simples, pero aumentó la PPNA en la comunidad invernal (PNI) cuando estuvo sometida a mayor intensidad de corte (situación en la que invadió más) y en la comunidad estival (PNV) indistintamente del nivel de corte. Estos patrones son consistentes con el mecanismo de complementariedad mencionado en el párrafo anterior. En este caso, la complementariedad nativa–exótica habría sido favorecida por la relajación de la competencia inducida por una alta intensidad de defoliación (PNI) o por la separación de nichos temporales (PNV). *Lotus* en cambio, compensó los efectos negativos que generó sobre los PNI (efecto de selección) y aumentó la PPNA de la comunidad con PNV (efecto de complementariedad) en la situación de mayor defoliación. En total, los resultados aquí expuestos muestran que tanto el mecanismo de selección como el de complementariedad estarían actuando en la modulación del efecto de la invasión sobre la PPNA de la comunidad (Hooper 1998). Aquí se muestra que la importancia relativa de estos mecanismos dependerá no sólo de la identidad de la especie introducida y la composición funcional de la comunidad residente, sino también del régimen de disturbio del sistema.

4.4.3. Efectos de la diversidad funcional de la comunidad

Los efectos de la invasión sobre las comunidades mixtas fueron aditivos para *Lotus* pero no para *Lolium* (Predicción 2). Los resultados sugieren que los PNV tendrían mayor habilidad competitiva respecto de los PNI. Por lo tanto, si bien *Lolium* sólo limitó los recursos de los PNI destinados a inflorescencias, la interacción antagónica entre PNV y PNI estaría desfavoreciendo a los últimos (ver Capítulo 3, sección 3.4. Discusión) y aumentando el efecto negativo de *Lolium* sobre los PNI. Una evidencia de esto es que incluso la aptitud reproductiva de los PNI se vio más afectada por *Lolium* en presencia de los PNV. Es decir que habría un efecto sinérgico de impactos negativos sobre los PNI por parte de *Lolium* y los PNV. Se ha propuesto que interacciones de facilitación entre invasoras podrían aumentar el proceso de invasión (Simberloff y Von Holle 1999). No obstante, efectos similares podrían suceder a partir de interacciones antagónicas entre grupos de especies nativas. Una forma de explorar estas interacciones será evaluar la proporción de pastos invernales y estivales en las comunidades mixtas (PNIV) con y sin invasión. Por otro lado, sería importante evaluar si la baja capacidad de explicar los impactos de *Lolium* a partir de su biomasa, se debe a que los efectos de *Lolium* varíen a lo largo de un gradiente de invasión. Es decir, que los efectos negativos de *Lolium* no sean visibles en niveles bajos de invasión.

Los efectos de ambas exóticas sobre la PPNA de la comunidad fueron los esperados para las comunidades mixtas según un modelo de efectos aditivos. Sin embargo, a baja intensidad de corte, las comunidades más diversas invadidas por *Lotus* mostraron proporcionalmente una mayor PPNA respecto de las comunidades simples con PNV en donde esta invasora fue introducida (prueba LSD Fisher no mostrada). Este resultado se debe principalmente a una mayor contribución de los pastos nativos en la comunidad mixta (ver Fig. 4.3). Sería importante explorar en experimentos *ad hoc* posibles interacciones de facilitación entre los grupos funcionales nativos en presencia de *Lotus*; o bien evaluar si existe una facilitación indirecta de *Lotus* hacia los PNI (Quinos *et al.* 1998, Bulleri *et al.* 2008).

4.4.4. Impacto sobre el IVN de la comunidad

La fenología de las especies exóticas y de los grupos funcionales nativos, determinaron los momentos del año en los que la invasión aumentó el IVN de la comunidad, aunque esto no ocurrió según el patrón propuesto (Predicción 5). *Lolium* aumentó el IVN de la comunidad estival (PNV) en invierno de acuerdo a lo esperado, pero también en las otras comunidades, generando un adelanto temporal en el incremento primaveral del IVN de la comunidad. Dado que estas observaciones se realizaron en las comunidades sometidas a mayor intensidad de corte (muy baja acumulación de biomasa seca), este resultado podría explicarse a partir de una mayor capacidad fotosintética de *Lolium*, lo cual estaría siendo observado a partir de los valores más altos de IVN respecto de las comunidades nativas (Di Bella *et al.* 2004).

Por otro lado, *Lotus* aumentó en Marzo el IVN de la comunidad invernal (PNI) de acuerdo a lo esperado (Predicción 5), pero también en Agosto. Además, en este mismo mes aumentó el IVN de la comunidad estival (PNV). Estos resultados también apoyan la existencia de mecanismos de complementariedad y de selección, que permiten una mayor explotación de los recursos (Hector *et al.* 1999, Tilman 2001), y redundan en este caso, en una mayor entrada de energía al sistema. La asociación de *Lotus* con bacterias fijadoras de nitrógeno, podría haberle otorgado mayor capacidad fotosintética que a *Lolium*, y por lo tanto, haber generado incrementos mayores del IVN. Sin embargo, las invasoras generaron efectos de similar magnitud sobre la comunidad nativa, coincidiendo con otros trabajos en los que se ha observado que las leguminosas no necesariamente ejercen impactos mayores sobre la comunidad, en comparación con otras especies (Yelenik *et al.* 2007, Pysek *et al.* 2012).

La magnitud de los aumentos en IVN generados por la invasión (10%), es comparable a las diferencias observadas entre comunidades con distinta PPNA en la pampa inundable (Aragón y Oesterheld 2008). Estos autores, describieron los patrones anuales del IVN en las comunidades más representativas de la región y encontraron valores semejantes a los registrados en esta tesis en una escala puntual bajo condiciones controladas de riego y de composición florística. Los estudios de este tipo, con tan alto grado de control en pequeña escala, presentan limitaciones para la extrapolación de los resultados, pero en cambio permiten analizar algunos mecanismos bajo condiciones que no podrían ser manipuladas en la escala regional (Fraser y Keddy 1997). A pesar de estas limitaciones, los patrones observados fueron similares a los registrados por otros autores en pastizales invadidos por especies forrajeras (Agnusdei *et al.* 2001, Aragón y Oesterheld 2008). Para complementar la información que aporta esta tesis, y poder comprender en qué medida estos mecanismos

podrían estar actuando a escala espacial y/o temporal más amplia, sería necesario realizar estudios observacionales en donde se puedan analizar posibles correlaciones entre la abundancia de los componentes nativos y *Lolium* o *Lotus*, y evaluar en qué medida eso se ve reflejado en el patrón anual de IVN.

4.4.5. Conclusiones

La resistencia biótica a la invasión y el impacto que ésta genera sobre la comunidad son dos procesos que ocurren simultáneamente. Sin embargo, esto no implica que ocurran en el mismo sentido (Vilà *et al.* 2011). La resistencia ofrecida por los PNI a la invasión por *Lolium*, sumado a efectos de complementariedad más sutiles, habría impedido que la invasora genere un impacto negativo sobre la biomasa producida por los PNI (Hooper 1998), a pesar de haber afectado la aptitud reproductiva. En cambio, la resistencia ofrecida por los pastos nativos a la invasión por *Lotus* no impidió que, para un mismo nivel de invasión, *Lotus* afectara selectivamente a los PNI, a pesar de sus diferencias fenológicas. Si bien la superposición temporal de nichos puede determinar oportunidades de invasión de especies exóticas así como los momentos de mayor competencia (Wolkovich y Cleland 2011), otros rasgos funcionales que definen el *fitness* relativo de la especie exótica y de las nativas podrían ser más importantes en determinar los impactos sobre las comunidades nativas (MacDougall *et al.* 2009, Pysek *et al.* 2012).

Un aspecto importante de los resultados es que los efectos sobre los pastos nativos se evidenciaron durante el primer año de crecimiento. Si bien los experimentos de larga duración son necesarios para evaluar impactos a más largo plazo, estos resultados demuestran que no es necesario que transcurra un período largo de tiempo para comenzar a observar los impactos de invasión (Strayer *et al.* 2007). Los experimentos en microcosmos son útiles para evaluar ciertos factores en forma aislada de otros que covarían en condiciones más naturales (Drake *et al.* 1996, Fraser y Keddy 1997), pero tienen una limitante temporal, dado que la sucesión observada en los microcosmos no es representativa de la realidad observada a campo. Por lo tanto, experimentos similares y observaciones a campo contribuirían a complementar los resultados de este estudio.

Por último, sería importante poder evaluar si el impacto de la invasión sobre el IVN en microcosmos se puede observar también en condiciones naturales, ya que sería una herramienta útil para identificar el grado de invasión de algunas comunidades. Este tipo de estudios permitiría usar herramientas de evaluación de impacto y monitoreo a escala de paisaje o regional (Byers *et al.* 2002, Pettorelli *et al.* 2005).

CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

5.1. *Rol de la composición de grupos funcionales en la resistencia a la invasión*

Esta tesis aporta evidencias asociadas a dos hipótesis que han sido discutidas en los últimos años y que buscan explicar las diferencias en la vulnerabilidad de las comunidades a la invasión. La primera es la hipótesis de la resistencia biótica (Elton 1958), la que postula que comunidades más ricas en especies o en grupos funcionales ofrecen mayor resistencia a la invasión, debido a una explotación más completa de los recursos (e.g. Tilman *et al.* 1997, Levine 2000, Kennedy *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005). Esta hipótesis se ha discutido ampliamente en la literatura, como la hipótesis de “diversidad-invasibilidad”, siendo en general la riqueza el proxy de diversidad utilizado. La segunda hipótesis postula que la composición (*identidad*) de las especies o de los grupos funcionales determina la resistencia a la invasión, dado que define el grado de superposición de nichos con las especies invasoras (Tilman 1997, Crawley *et al.* 1999, Lavorel *et al.* 1999, Dukes 2001, Symstad y Tilman 2001, Fargione *et al.* 2003, MacDougall *et al.* 2009). Una variante de esta segunda hipótesis propone que las especies *dominantes* son las responsables del funcionamiento del ecosistema (Grime 1998, Hillebrand *et al.* 2008) y, por lo tanto, las que generan las condiciones ambientales que enfrenta la invasora (Emery y Gross 2006, Smith *et al.* 2004, Gilbert *et al.* 2009).

Los experimentos desarrollados en esta tesis, fueron diseñados para evaluar la segunda hipótesis (hipótesis de identidad) dado que se trabajó sobre comunidades con distinta composición de grupos funcionales, pero no se realizó un gradiente amplio de riqueza de grupos funcionales. Sin embargo las manipulaciones realizadas para variar la composición de las comunidades, en la mayoría de los casos alteró la riqueza de grupos funcionales de la comunidad. Por lo tanto, los resultados obtenidos permiten hacer algunas inferencias respecto a la importancia de la riqueza de grupos funcionales en la resistencia a la invasión. En general, las evidencias encontradas refutan parcialmente la hipótesis de diversidad-invasibilidad y apoyan la segunda hipótesis; y demuestran que los efectos de composición pueden estar dados por efectos de *dominancia* y de *identidad* de manera no excluyente.

La primera evidencia, es que tanto en el experimento de remoción de grupos funcionales como en el de ensamble de comunidades (Capítulos 2 y 3 respectivamente), el número de grupos funcionales presentes en la comunidad no fue por sí sólo un buen predictor de la resistencia biótica, sino que ésta dependió de la *identidad* de los grupos funcionales presentes en la comunidad. Este efecto de identidad ha sido observado en otros sistemas a partir de una pérdida selectiva de especies o grupos funcionales, o a partir de un ensamble no aleatorio donde se controló la composición de la comunidad (Lavorel *et al.* 1999, Symstad 2000, Lyons y Schwartz 2001, Dukes 2001, Fargione *et al.* 2003, Wardle *et al.* 2008). Es importante aclarar que aunque en ninguno de los dos experimentos se estableció un gradiente de riqueza, el patrón general observado no sugiere que el agregado de un grupo funcional sea suficiente para determinar un aumento en la resistencia a la invasión, lo cual hubiera sido consistente con la hipótesis de diversidad-invasibilidad. La segunda evidencia es que la magnitud del efecto observada al remover el grupo funcional dominante (Capítulo 2), no sólo se atribuyó a un efecto de *dominancia* (cantidad de biomasa removida), sino también a un efecto de *identidad*, dado que generó mayor invasión a la esperada de acuerdo a la biomasa relativa que tiene este grupo en la comunidad. Si bien otros autores han observado que la abundancia *per se* no siempre define la resistencia que ofrecen las especies o los grupos funcionales (Symstad 2000, Lyons y Schwartz 2001, Emery y Gross 2006, Gilbert *et al.* 2009), según la revisión bibliográfica realizada, sólo Symstad (2000) y el experimento

informado en esta tesis han logrado discriminar el efecto de identidad del efecto de dominancia. Esto fue posible por la inclusión de tratamientos con distintos niveles de remoción aleatoria de biomasa (ver Cap. 2). Por lo tanto, la tesis aporta una evidencia novedosa en relación a cómo la dominancia y la identidad de los grupos funcionales, actúan a través de la composición funcional de la comunidad en la resistencia a la invasión. Esto es particularmente importante en escenarios actuales en los que el manejo de los ecosistemas genera cambios en la dominancia de las especies (Hillebrand *et al.* 2008) a partir de reducciones selectivas de especies o grupos funcionales (Zavaleta y Hulvey 2004, Wardle *et al.* 2011).

La hipótesis de relación de masas (Grime 1998) propone que las especies subordinadas son las responsables de la resiliencia de la comunidad y predice que luego de un disturbio, éstas compensarían la biomasa removida. Los resultados del experimento a campo (Capítulo 2) mostraron que ninguno de los dos grupos subordinados (pastos nativos o exóticos de invierno) compensó la remoción del grupo dominante (pastos de verano). Por el contrario, las especies que respondieron positivamente a las remociones fueron las dicotiledóneas exóticas, un grupo relativamente raro en ausencia de pastoreo (Chaneton *et al.* 2002), con baja habilidad competitiva y baja productividad (Rusch y Oesterheld 1997). En este sistema, la separación temporal de nichos entre el grupo funcional dominante y los subordinados actuaría como mecanismo de complementariedad permitiendo la coexistencia de ambos grupos (Shea y Chesson 2002, Perelman *et al.* 2007, Wolkovich y Cleland 2011). En cambio, la comunidad de referencia de Grime (1998) está estructurada principalmente por interacciones de competencia, donde la remoción de las especies más competitivas (dominantes en el sistema) generaría oportunidades para las especies subordinadas. Los resultados de esta tesis sugieren que, ante un disturbio, la compensación de las especies remanentes y la magnitud de invasión (cantidad de biomasa de las especies exóticas), depende fuertemente de los mecanismos principales que estructuran la comunidad (complementariedad, competencia, facilitación, dispersión limitada).

Un resultado llamativo es que la complementariedad entre grupos se observó en condiciones ambientales naturales (Capítulo 2). En el experimento en microcosmos, donde las unidades experimentales se mantuvieron a capacidad de campo, los resultados sugieren que los pastos nativos de verano afectan negativamente a los pastos nativos de invierno, un patrón inconsistente con la idea de complementariedad (Capítulo 3). En condiciones naturales, estos pastizales están sometidos a un régimen hídrico que presenta un déficit durante los meses de verano (D'Angela *et al.* 1986), lo cual podría ser una limitante en la respuesta de las especies C₃. Por otra parte, tanto el pastoreo como el estrés hídrico, podría estar limitando el crecimiento de los pastos de verano y, en consecuencia, permitiendo la complementariedad entre los pastos nativos de verano y los de invierno (Sala *et al.* 1986). En otro experimento de remoción alternativa de dos especies codominantes, se observó que las respuestas variaron de acuerdo a las condiciones ambientales de temperatura y agua (Shevtsova *et al.* 1997); mientras que Walker y col. (2005), luego de remover la especie dominante, no observaron un incremento de la invasión aún con el agregado de agua y fertilizante. Los resultados observados en esta tesis sumado a otros antecedentes, resaltan la importancia de considerar cuáles cambios ambientales pueden ocurrir a partir del cambio global, para evaluar su efecto directo sobre las especies invasoras, y el efecto indirecto a partir de cambios en las interacciones entre grupos funcionales nativos que podrían modular la resistencia a la invasión.

La *superposición de nichos* y el *fitness* relativo entre las especies nativas y exóticas han sido dos mecanismos propuestos para predecir el grado de resistencia que ofrece una comunidad a la invasión (MacDougall *et al.* 2009). Por otra parte, una separación temporal de nichos puede dar lugar a *efectos de prioridad*, es decir una explotación anticipada de los recursos por medio de la cual las especies tempranas acaparan los recursos anticipadamente (Case 1990, Wolcovich y Cleland 2011), limitando el establecimiento o la performance de las especies más tardías. Los tres mecanismos han sido propuestos para explicar la resistencia a la invasión en comunidades con distinta composición de grupos funcionales (Tilman 1997, Dukes 2001, Fargione y Tilman 2003, Stachowicz y Byrnes 2006, Hooper y Dukes 2010, Byun *et al.* 2012) o distintos niveles de riqueza específica (Tilman 1997, Naeem *et al.* 2000, Hector *et al.* 2001). Los resultados de esta tesis son consistentes con esa teoría. El efecto de la composición de grupos funcionales sobre la resistencia a la invasión por dicotiledóneas exóticas en general y de *Lotus* en particular, estuvo mediado por la *superposición temporal de nichos* durante la etapa de reclutamiento, y los *efectos de prioridad* por parte de los pastos nativos de verano (Capítulos 2 y 3). En cambio, para *Lolium* la resistencia de la comunidad a la invasión estuvo mediada por una superposición de nichos durante todo el ciclo de vida, lo que sería compensado durante la etapa de crecimiento gracias a un mayor *fitness* y a un efecto de prioridad de *Lolium* respecto de los pastos nativos (Capítulo 3).

Una excepción a esta proposición son las invasiones que ocurren de manera inmediata a un disturbio, cuando la liberación de recursos genera oportunidades para la invasión de especies (Davis *et al.* 2000), particularmente por especies colonizadoras (Bazzaz 1979, Sousa 1984). En el Capítulo 2 se observó que la capacidad colonizadora de las especies definió los patrones de invasión en el experimento de remoción de grupos funcionales. Estos resultados concuerdan con lo observado por Van Kleunen y col. (2010) en una revisión reciente y por MacDougall y col. (2009), quienes concluyen que los rasgos de las especies (nativas y exóticas) serían un buen predictor de la susceptibilidad a la invasión. Mientras que el *fitness* relativo de las especies nativas y exóticas, la superposición y la separación temporal de nichos (Wolcovich y Cleland 2011) estarían definiendo si los rasgos que confieren éxito a las especies invasoras están relacionados con un mayor *fitness* o mejores habilidades colonizadoras (ver Bazzaz 1979).

5.2. Interacciones entre grupos funcionales

Las relaciones negativas observadas entre la riqueza de especies o grupos funcionales y el grado de invasión de una comunidad (Tilman 1997, Symstad 2000, Levine 2000, Hector *et al.* 2001, Symstad y Tilman 2001, Hooper y Dukes 2010), pueden responder a *interacciones aditivas* (respuesta lineal de la invasora a la diversidad de grupos funcionales) o *sinérgicas* (respuesta no lineal a partir de un efecto de complementariedad, ver Loreau *et al.* 2000). Este último caso se daría si la interacción de grupos funcionales genera mayor resistencia que la suma de las “resistencias” individuales. En ambos casos, la intensidad de la competencia controla el éxito de la especie invasora, como se ha observado en la mayoría de los experimentos que evaluaron la relación diversidad–invasibilidad. En cambio, la influencia de las interacciones de facilitación sobre la invasibilidad de una comunidad ha sido mucho menos considerada (Bulleri *et al.* 2008). Llamativamente, en ambos experimentos presentados en esta tesis, la resistencia biótica a la invasión dependió de manera no aditiva de la presencia de diferentes grupos funcionales, sugiriendo que efectos de facilitación directa (Cap. 2) e

indirecta (Cap. 3) afectaron el grado de invasión por especies exóticas, bajo distintas condiciones ambientales.

Por un lado, la remoción conjunta de diferentes grupos de pastos, generó una invasión por dicotiledóneas exóticas menor a la esperada según los efectos simples de cada grupo funcional (*efectos sub-aditivos*, Capítulo 2). En este caso, la presencia de los pastos de invierno en ausencia de los pastos de verano, podrían estar facilitando la invasión de dicotiledóneas exóticas a partir de una disminución del estrés ambiental que se genera con la remoción de biomasa (Lavado y Taboada 1987), en coincidencia con lo postulado por Callaway y Walker (1997). Por otro lado, en el experimento de ensamble (Capítulo 3) se observó que una *interacción antagónica* entre grupos de pastos nativos estaría facilitando indirectamente la invasión de *L. multiflorum*. En este caso, la facilitación de la invasión habría ocurrido a través de la relajación de la competencia ejercida por las nativas sobre la especie exótica. Ambos resultados remarcan la importancia de estudiar el rol de la facilitación entre especies nativas y exóticas durante el proceso de invasión (Bulleri *et al.* 2008).

En general, se ha observado que la relación entre la diversidad y la productividad de la comunidad es positiva, especialmente en comunidades con un bajo número de especies (Hooper *et al.* 2005). Este patrón ha sido explicado a partir de la complementariedad de nichos entre especies o grupos funcionales, o por efectos de selección derivados de la inclusión de especies con ciertos caracteres (Tilman *et al.* 1997, Hector y Loreau 2001). Los resultados de los microcosmos no fueron totalmente consistentes con ese patrón, sino que el efecto de la adición de una especie (exótica) sobre la productividad total (PPNA) dependió de la invasora. La adición de *Lolium* aumentó la PPNA total de la comunidad, dado que sobrecompensó el efecto negativo que generó sobre la PPNA de los pastos nativos, lo cual coincide con el patrón general observado en experimentos de invasión (Vila *et al.* 2011). En cambio, la invasión por *Lotus* en comunidades compuestas por pastos de invierno o de invierno y verano, sólo llegó a compensar la menor biomasa producida por los pastos nativos debido a la invasión (Capítulo 4). Por otra parte, para un mismo número de grupos funcionales, una disminución del grupo dominante (pastos de verano) sumado a un aumento de dicotiledóneas exóticas, redujo la PPNA del pastizal (Capítulo 2; ver también Rusch y Oesterheld 1997). Sin embargo, la exclusión de otros grupos funcionales subordinados o raros, no tuvo un efecto significativo sobre la PPNA. Una explicación a estos resultados idiosincráticos es que los patrones generales de aumento de la PPNA estarían asociados a que en general, las invasoras exitosas son más productivas (Van Kleunen *et al.* 2010).

5.3. Rol de los disturbios en la invasión de comunidades

El efecto de los disturbios sobre la susceptibilidad de las comunidades a la invasión es todavía un tema de debate (Moles *et al.* 2012). La hipótesis de recursos fluctuantes predice un mayor grado de invasión a medida que aumenta la intensidad del disturbio (Davis *et al.* 2000). Sin embargo, hay gran cantidad de evidencias que muestran que los efectos del disturbio dependen de otros factores, como los cambios en la frecuencia de disturbio, la historia evolutiva de las especies nativas y exóticas, la presión de propágulos o la composición de la comunidad (Hobbs 1989, Hobbs y Huenneke 1992, Alpert *et al.* 2000, Walker *et al.* 2005, Dickson y Foster 2008, Moles *et al.* 2012). En esta tesis se observó que los efectos del disturbio estarían relacionados no sólo con la acción de remoción de biomasa, sino con los

cambios en la composición de la comunidad (Capítulo 2 y efecto simultáneo de *dominancia e identidad* discutido anteriormente). Una mayor intensidad de disturbio aumentó la invasión cuando el disturbio consistió en remover el grupo funcional más resistente a la invasión (Capítulos 2 y 3). También resultó evidente que este efecto depende de los rasgos de las especies invasoras consideradas (Capítulo 2), y del momento ontogénico en el que se encuentren las plantas al momento del disturbio (Capítulo 3). Por lo tanto, si bien se observaron evidencias del efecto positivo del disturbio sobre la invasión, los resultados sugieren que un aumento en la intensidad del disturbio no necesariamente genera una mayor invasión de especies exóticas, sino que depende de la identidad del grupo removido y del momento ontogénico de las plantas cuando ocurre el disturbio.

Por otra parte, distintos tipos de manejo de pastoreo o la ocurrencia de disturbios naturales (inundaciones o fuego), favorecen diferencialmente a las especies (Hobbs y Huenneke 1992, Oesterheld y McNaughton 1991, Olff y Ritchie 1998, para ejemplos locales ver Laterra 1997, Jacobo *et al.* 2000, Chaneton 2006, Rodríguez y Jacobo 2010 y 2013). Más aún, en sistemas de pastizal se ha observado que la combinación de distintos disturbios puede alterar las interacciones entre los componentes de la comunidad y consecuentemente su composición específica (Collins *et al.* 1998, Olff y Ritchie 1998). En el Capítulo 2 se observó una respuesta diferencial entre dicotiledóneas exóticas y pastos exóticos a las remociones de grupos funcionales, lo cual estaría demostrando distintos grupos de respuesta (*sensu* Gitay y Noble 1997, Díaz y Cabido 2001) entre las especies exóticas de este pastizal. Estos resultados demuestran que para poder aumentar el grado de predictibilidad respecto a los efectos de los disturbios sobre la invasión, es necesario conocer los grupos de respuesta. Por otra parte, debido a que las especies exóticas deben superar distintos tipos de filtros ambientales para establecerse en una comunidad (Richardson 2000), y que muchas de ellas son especies ya naturalizadas en los sistemas invadidos (Thompson *et al.* 1995), es probable que una aproximación que discrimine por tipos de ambientes permita encontrar un mayor grado de generalidad para disturbios específicos, respecto del observado por Moles y col. (2012).

5.4. Impactos de la invasión

Se ha propuesto que los impactos que ejercen las especies invasoras sobre las comunidades nativas depende del grado de superposición de nichos y del *fitness* relativo entre especies nativas y exóticas (MacDougall *et al.* 2009). Las evidencias mostradas en esta tesis (Capítulo 4) apoyan parcialmente esta hipótesis. Los efectos de *Lolium* estuvieron relacionados con una alta superposición de nichos y un mayor *fitness* respecto de las nativas. En cambio los efectos de *Lotus* no siguieron el mismo patrón, dado que esta especie afectó al grupo funcional nativo con menor superposición temporal de nichos. Al igual que lo observado para la resistencia a la invasión (Sección 5.1), el *efecto de prioridad* y una mayor eficiencia en el uso de los recursos estarían siendo importantes en determinar los impactos de la invasión. Un aspecto relevante de estos resultados es que los análisis realizados sobre los recursos del suelo y la luz permitieron atribuir los impactos a interacciones de competencia (Levine *et al.* 2003). Sin embargo otro tipo de interacciones como las que son mediadas por sustancias alelopáticas (Levine *et al.* 2003, May y Baldwin 2011) no fueron evaluadas en esta tesis, aunque podrían explicar parte de los impactos de las especies invasoras (ver Laterra 1997, Laterra y Bazzalo 1999, Omacini *et al.* 2009).

La identificación de los mecanismos de invasión y de impacto es importante para definir prioridades de manejo de especies exóticas (Funk *et al.* 2008, Pysek *et al.* 2012). En esta tesis se observó que por un lado, cuando la invasión es generada a partir de una alta habilidad colonizadora (Capítulo 2), los efectos de la invasora pueden ser importantes (Rusch y Oosterheld 1997, Latta 1997) aunque transitorios (Grime 1998, MacDougall y Turkington 2005), ya que dependen del grado de resiliencia del grupo funcional removido (Capítulo 2). En cambio, cuando la invasión está dada por un mayor *fitness* de la invasora (MacDougall *et al.* 2009), como el efecto observado de *Lolium* sobre los pastos nativos de invierno (Capítulo 3), el impacto de la invasión puede reducir la resistencia biótica de la comunidad (Maron y Marler 2008), generando efectos negativos sinérgicos sobre el componente nativo de la comunidad. Este efecto no fue explorado en la presente tesis y quedaría por ser analizado en investigaciones futuras.

Vilà y col. (2011) sugieren que el impacto que generan las invasiones puede ser subestimado cuando se estudian sólo variables funcionales del ecosistema, dado que previo a los impactos funcionales estarían ocurriendo impactos sobre la estructura de la comunidad. Esta tesis produjo resultados consistentes con esa hipótesis, dado que la invasión redujo los recursos destinados a inflorescencias de pastos nativos de invierno, mientras que aumentó o compensó el IVN y la PPNA de todas las comunidades (Capítulo 4). Por lo que un impacto que podría considerarse positivo o neutro a nivel ecosistémico (aumento de la PPNA), sería negativo en términos de conservación de la biodiversidad. Por otra parte, se observó una falta de compensación de grupos funcionales nativos ante la remoción de especies exóticas (Capítulo 2). La alta resiliencia de los grupos funcionales sugiere que no habría una limitación de propágulos en este sistema, excepto por los pastos nativos de verano que tienen un crecimiento clonal (Capítulo 2). Sin embargo, los pastos nativos de invierno tenían poca abundancia al comienzo del experimento y fueron aumentando en condiciones de clausura a lo largo del tiempo. Este resultado junto con el impacto de la invasión observado, sugiere que este grupo en particular podría estar limitado por propágulos bajo la condición de pastoreo actual (Oosterheld y Sala 1990). En consecuencia, si la falta de compensación por parte de los pastos nativos de invierno se debiera a una limitación de propágulos, las estrategias de rehabilitación que involucren solamente la remoción de especies exóticas podrían no ser exitosas debido al legado que deja la invasión sobre el sistema (Zavaleta *et al.* 2001, Corbin y D'Antonio 2012, Tognetti y Chaneton 2012).

Los modelos que consideran las variaciones del impacto producido por las invasoras sobre poblaciones nativas (Parker *et al.* 1999, Ricciardi 2003), la explican a partir de diferencias en el éxito de la invasión (MacDougall *et al.* 2009), y predicen una relación positiva entre la magnitud de invasión y la magnitud del impacto (Parker *et al.* 1999, MacDougall *et al.* 2009). Los resultados aquí expuestos no son consistentes con estas predicciones. Por un lado, la magnitud de invasión de *Lolium* y *Lotus* no explicó los efectos observados sobre la comunidad nativa, sino que los impactos dependieron de la identidad de la invasora y de la composición funcional de la comunidad receptora (Capítulo 4). En contraposición, los impactos sobre la PPNA de la comunidad, sí estuvieron relacionados con la magnitud de invasión, principalmente porque el aumento en la PPNA dependió de la capacidad compensatoria de las invasoras (Vila *et al.* 2011). Estos efectos de identidad sugieren la aplicación de un marco conceptual diferente en la evaluación de los impactos. Por ejemplo, el marco conceptual descripto por Van der Zanden y Olden (2008) para prevenir los impactos de las invasiones, propone identificar además de las especies fuertes (*sensu* Ortega y

Pearson 2005, Van Kleunen *et al.* 2010, Pysek *et al.* 2012), aquellas comunidades que son susceptibles a la invasión y al impacto (Byers *et al.* 2002, Vander Zanden y Olden 2008). Es decir que no alcanzaría con conocer solamente el grado de invasión para predecir impactos. Además, esta tesis demuestra la importancia de identificar los mecanismos causantes de los impactos (Levine *et al.* 2003).

5.5. Ecología de invasiones en pastizales de la Pampa Deprimida

La resistencia biótica de estos pastizales ha sido poco explorada en experimentos manipulativos, aunque la contribución de la flora exótica a la riqueza específica y funcionamiento del ecosistema ha sido reconocida hace varias décadas (e.g. Sala *et al.* 1981, 1986, Chaneton *et al.* 1988, Burkart *et al.* 1990). Hasta el momento, se conocían los efectos positivos del pastoreo sobre las especies exóticas en general (Sala *et al.* 1986, Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton *et al.* 2002) y sobre las especies forrajeras en particular (Jacobo *et al.* 2000). La primera hipótesis propuesta en relación a la resistencia biótica en este sistema postuló que los pastos nativos de verano interfieren con el reclutamiento de especies exóticas invernales (Perelman *et al.* 2003, 2007). Esta hipótesis se basa en las correlaciones negativas observadas entre las abundancias de ambos grupos, tanto a escala de paisaje como en una comunidad local. Dado que los efectos de la invasión sobre los pastos nativos no eran conocidos, previo a esta tesis no se podía descartar que esa relación se debiera a un impacto negativo de las exóticas invernales sobre los pastos nativos de verano (ver Levine y D'Antonio 1999, Lonsdale 1999, Ortega y Pearson 2005).

Los resultados de esta tesis aportan las primeras evidencias experimentales sobre los mecanismos de resistencia biótica bajo condiciones controladas (microcosmos) y bajo condiciones naturales en el campo. Estos experimentos mostraron que la *composición de grupos funcionales* fue un factor determinante de la invasión por especies exóticas (Capítulos 2 y 3). La falta de evidencias de efectos negativos de la invasión sobre los *pastos de verano* (Capítulo 4), junto con el rol de la *identidad* que tuvo la pérdida de este grupo funcional sobre el aumento en la invasión por dicotiledóneas exóticas (Capítulo 2), apoyan fuertemente la hipótesis propuesta por Perelman *et al.* (2007). Notablemente, más allá de los diferentes mecanismos que pueden actuar a distintas escalas, en conjunto las evidencias son consistentes a través de un gradiente de escalas espaciales (micrositio, *stand* y paisaje) y de grado de “control” de factores covariantes (experimento de ensamble, experimento de remoción y estudio observacional).

Por otro lado, las nuevas evidencias aportadas por esta tesis apuntan a una mayor susceptibilidad de los pastos nativos de invierno (PNI) frente a la invasión ciertas exóticas (Capítulo 4). La ausencia de una relación consistente entre PNI y especies exóticas a escala regional (Perelman *et al.* 2007) podría deberse a la baja abundancia general de PNI debido a los efectos combinados del pastoreo (Sala *et al.* 1986) y del impacto de las exóticas invernales (Capítulo 4). La baja abundancia de PNI permitiría explicar también por qué su remoción no modificó sustancialmente la invasibilidad del pastizal en el campo, mientras que su presencia aportó a la resistencia biótica de las comunidades ensambladas (cf. Caps. 2 y 3). Por otro lado, sería importante analizar en condiciones naturales, si los pastos nativos de verano efectivamente reducen la abundancia de los pastos nativos invernales (hipótesis de interacción antagónica planteada en Capítulo 3), así como el impacto de la invasión por *Lolium* sobre los PNI. Experimentos a campo que controlen la abundancia de los grupos nativos y de *Lolium*

bajo diferentes condiciones de pastoreo, permitirían explorar mejor estas interacciones. Además, dado que los pastos nativos de invierno se regeneran tanto por rebrote como por reclutamiento de nuevos individuos, es importante evaluar si los efectos observados en el microcosmos sobre la aptitud reproductiva de los PNI, se observa también en condiciones naturales.

Sorprendentemente, en el experimento de remoción (Capítulo 2), ni los cambios en la composición de grupos funcionales, ni la reducción aleatoria de biomasa aérea, aumentaron la abundancia de *Lolium*. Esto contrasta con los efectos de promoción de *Lolium* observados a partir de la defoliación (Capítulo 3, Deregibus *et al.* 1994) o del pastoreo (Deregibus *et al.* 1994, Jacobo *et al.* 2000), y con la relación negativa observada entre la cobertura de esta especie y los pastos nativos de verano a escala regional (Perelman *et al.* 2007). Tres hipótesis podrían explicar estos resultados aparentemente contradictorios. La primera es que las remociones de biomasa aérea y subterránea durante el experimento (Capítulo 2) hayan generado condiciones micro-ambientales demasiado estresantes para el establecimiento de *Lolium*. Por ejemplo, en este sistema se ha observado que la remoción de biomasa por el pastoreo, puede aumentar las tasas de evaporación y los niveles de salinidad superficial del suelo (Lavado y Taboada 1987, pero ver Dawson *et al.* 2007 para resistencia de *Lolium multiflorum* a la alcalinidad). En otros sistemas, se observó que la remoción de biomasa favorece la percolación del agua, reduciendo las chances de establecimiento de las especies (Lyons y Schwartz 2001, Smith *et al.* 2004).

Otra hipótesis es que una limitación de propágulos haya impedido la respuesta de *Lolium* y otros pastos exóticos invernales a la remoción de biomasa selectiva o aleatoria (Oosterheld y Sala 1990, Tilman 1997, Symstad y Tilman 2001, Brown y Fridley 2003, Lockwood *et al.* 2005, Herrera y Laterra 2009). Una evidencia consistente con ambas hipótesis sería el efecto de la composición observado durante el establecimiento de *Lolium* en el Capítulo 3, en donde se controló la presión de propágulos y las comunidades estuvieron sometidas a capacidad de campo durante todo el experimento. Por último, también es posible que las dicotiledóneas exóticas limiten la invasión de *Lolium* a partir de una explotación anticipada de los recursos sobre los micrositios generados por la remoción de biomasa. Este efecto de prioridad (Case 1990) ha sido propuesto como un mecanismo que promovería la invasión de especies exóticas en sistemas sometidos a disturbios o donde hay una marcada separación temporal de nichos (Stachowicz y Byrnes 2006, Wolkovich y Cleland 2011). Una evidencia de esto, serían la llegada tardía de *Lolium* y *F. arundinacea* respecto de las dicotiledóneas exóticas en los primeros estados sucesionales del pastizal (D'Angela *et al.* 1986, Tognetti *et al.* 2010). Estas tres hipótesis no son excluyentes y deberían ser probadas en experimentos controlados, dado la importancia que tiene el manejo de especies forrajeras en este sistema y los impactos que la invasión (Capítulo 4) y el manejo del pastizal pueden ejercer sobre la composición de la comunidad (Rodríguez y Jacobo 2010, 2013).

5.6. Conclusiones generales

En síntesis, esta tesis permitió avanzar en el conocimiento del rol que cumple la composición de grupos funcionales en la resistencia a la invasión por especies exóticas. Los efectos de la pérdida selectiva de grupos funcionales en un pastizal mesofítico húmedo de la Pampa Deprimida dependieron tanto de la abundancia relativa de los grupos funcionales (dominancia), como de la identidad del grupo dominante conformado por los pastos nativos de verano. La discriminación de estos efectos en un experimento manipulativo que simula una pérdida real de biodiversidad, es un antecedente novedoso en la ecología de invasiones. Esto es importante porque la identificación de grupos funcionales que generan efectos desproporcionados a su biomasa permite inferir posibles mecanismos de resistencia a la invasión y provee de mayor conocimiento para el manejo de los ecosistemas. En particular, se observó que la falta de compensación por los grupos funcionales remanentes, permitió que la invasión por dicotiledóneas exóticas persistiera por lo menos dos años después de cesado el disturbio, afectando negativamente la productividad del pastizal. Es decir que las decisiones de manejo (como el sobrepastoreo en verano) pueden tener consecuencias persistentes para la estructura y el funcionamiento del ecosistema.

Un aspecto importante es que la riqueza de grupos funcionales manipulada en el microcosmos, no permitió establecer un gradiente de riqueza comparable al de otros trabajos en donde el gradiente varió entre 1 y 3, 4 (Buonopane *et al.* 2005, Dukes 2001, McLaren y Turkington 2011, Symstad 2000, Wardle *et al.* 2008) ó 5 grupos funcionales (Tilman 1997). Sin embargo, dado que en este experimento la riqueza funcional que varía entre 1 y 2 grupos funcionales representa el agregado de 6 ó 9 especies, que son codominantes en el pastizal, considero que si el manejo de estos sistemas genera una disminución importante en la abundancia de alguno de estos grupos (pastos nativos de verano o pastos nativos de invierno), esto representa una pérdida de diversidad importante que debe ser considerada. En este sentido, el experimento de ensamble de comunidades demostró, en contra de lo esperado por la teoría, que los ensambles de pastos nativos funcionalmente más diversos ofrecieron menor resistencia a la invasión. Esto habría ocurrido por la interacción antagónica entre pastos nativos invernales y estivales, lo que indirectamente facilitaría el establecimiento de *Lolium multiflorum*, la especie exótica más abundante del pastizal. A su vez, el rol de la composición funcional de pastos como determinante de la susceptibilidad a la invasión dependió fuertemente de la identidad de la especie invasora, y en general no fue modificado por la intensidad de defoliación, excepto cuando la resistencia a la invasión estuvo dada por una alta superposición temporal de nichos entre la comunidad residente y la especie invasora. El efecto de identidad de la invasora en el experimento de ensamble, es comparable con la respuesta diferencial de los grupos exóticos en el experimento de remoción a campo. En ambos casos, el efecto de “identidad” reflejaría los rasgos de las especies exóticas que determinan la habilidad para colonizar luego de un disturbio y para competir con la comunidad residente una vez establecidas.

Los experimentos de remoción (campo) y de ensamble de comunidades (microcosmos) permitieron inferir algunas diferencias, pero también similitudes importantes, con respecto a los mecanismos de estructuración del pastizal. El estudio a campo sugiere complementariedad de nichos entre los grupos funcionales de pastos nativos y exóticos, mientras que el experimento de microcosmos reveló fuertes interacciones competitivas, indicadoras de nichos superpuestos. Esta aparente contradicción estaría reflejando la historia previa de pastoreo del sistema natural, que habría determinado la reducción de los pastos

nativos de invierno y su reemplazo por pastos exóticos, y una relajación de la intensidad de competencia entre los distintos grupos de pastos. Por otro lado, ambos estudios sugieren fuertemente que las interacciones de facilitación (directas e indirectas), juegan un papel importante modulando la magnitud de la invasión, tanto por dicotiledóneas exóticas (campo) como por pastos exóticos (microcosmos).

En el experimento de ensamble (Capítulo 3 y 4), no se observó un efecto principal del bloque, lo cual sugiere que la variación en la composición de especies dentro de cada grupo funcional (ver sección 3.2.2. *Diseño experimental*), no es tan importante como para alterar los efectos observados que ejerció cada grupo, tanto para la resistencia a la invasión como para la resistencia al impacto. Otra lectura de esta falta de efecto bloque, es que habría un alto grado de redundancia de las especies dentro de cada grupo funcional, al menos para las variables medidas y bajo las condiciones experimentales en que se desarrolló el experimento. Sin embargo, sería importante evaluar el grado de redundancia que tienen las especies que componen cada grupo funcional nativo, con experimentos apropiados para tal fin.

Esta tesis aportó también nueva evidencia sobre el impacto que genera el establecimiento de especies forrajeras como *L. multiflorum* y *L. tenuis* sobre la comunidad de pastos nativos y la productividad primaria neta aérea total. El experimento de microcosmos demostró que el efecto negativo (competitivo) de las exóticas sobre la biomasa de pastos nativos de invierno, no es siempre compensado por un incremento en la productividad total. La complementación funcional entre esas especies forrajeras y los pastos nativos de verano ofrece una fórmula viable para mejorar la productividad en pastizales donde los pastos nativos invernales han sido diezmados por el pastoreo continuo.

Es importante notar que la necesidad práctica de promover nuevas combinaciones de especies nativas y exóticas (introducidas) para mantener la productividad y calidad del forraje, es una forma de pagar el costo derivado de la eliminación histórica de los pastos nativos invernales. En ese sentido, los resultados de esta tesis sugieren que un manejo adecuado del pastoreo, con descansos bien programados en primavera y verano, permitiría la coexistencia de pastos nativos y exóticos durante el invierno, y su complementación con los pastos de verano. De este modo, no se comprometería seriamente la biodiversidad del sistema, ni tampoco su resistencia a la invasión por malezas exóticas de baja calidad forrajera.

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Agnusdei, M. G., M. R. Colabelli, R. C. Fernández Grecco, and G. Producción. 2001. Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *Boletín técnico* **152**:0522-0548.
- Agrawal, A. A., P. M. Kotanen, C. E. Mitchell, A. G. Power, W. Godsoe, and J. Klironomos. 2005. Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and belowground enemies. *Ecology* **86**:2979-2989.
- Alpert, P., E. Bone, and H. Claus. 2000. Invasiveness, invasibility, and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**:52-66.
- Aragón, R. and M. Oesterheld. 2008. Linking vegetation heterogeneity and functional attributes of temperate grasslands through remote sensing. *Applied Vegetation Science* **11**:117-130.
- Baker, H. 1974. The evolution of weeds. *Annual review of ecology and systematics* **5**:1-24.
- Bazzaz, F. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of ecology and systematics* **10**:351-371.
- Begon, M., R. T. Collin, and J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edition. Blackwell publishing, Oxford, U.K.
- Belyea, L. R. and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* **86**:402-416.
- Bertness, M. D. and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:191-193.
- Bret-Harte, M. S., E. A. García, V. M. Sacré, J. R. Whorley, J. L. Wagner, S. C. Lippert, and F. S. Chapin. 2004. Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology* **92**:635-647.
- Brooker, R. W. and R. M. Callaway. 2009. Facilitation in the conceptual melting pot. *Journal of Ecology* **97**:1117-1120.
- Brown, R. L. and J. D. Fridley. 2003. Control of plant species diversity and community invasibility by species immigration: seed richness versus seed density. *Oikos* **102**:15-24.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:119-125.
- Buckley, Y. M., B. M. Bolker, and M. Rees. 2007. Disturbance, invasion and re-invasion: managing the weed-shaped hole in disturbed ecosystems. *Ecology Letters* **10**:809-817.
- Bulleri, F., J. F. Bruno, and L. Benedetti-Cecchi. 2008. Beyond competition: Incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biology* **6**:1136-1140.
- Buonopane, M., L. Foster Huenneke, and M. Remmenga. 2005. Community response to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan Desert shrubland. *Oikos* **110**:67-80.
- Burkart, S. E., R. J. C. León, and C. P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs.As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* **30**:27-69.
- Burke, M. J. W. and J. P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**:776-790.
- Byers, J. E., S. Reichard, J. M. Randall, I. M. Parker, C. S. Smith, W. Lonsdale, I. Atkinson, T. Seastedt, M. Williamson, and E. Chornesky. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology* **16**:630-640.

- Byun, C., S. de Blois, and J. Brisson. 2013. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *Journal of Ecology* **101**:128-139.
- Cahill Jr, J. F., S. W. Kembel, E. G. Lamb, and P. A. Keddy. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **10**:41-50.
- Callaway, R. M. and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**:1958-1965.
- Cardinale, B. J., D. S. Srivastava, J. E. Duffy, J. P. Wright, A. L. Downing, M. Sankaran, and C. Jouseau. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**:989-992.
- Case, T. J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **87**:9610-9614.
- Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney, and M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:357-365.
- Cohen, A. N. and J. T. Carlton. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* **279**:555-558.
- Collins, S. L., A. K. Knapp, J. M. Briggs, J. M. Blair, and E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* **280**:745-747.
- Connell, J. H. and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119-1144.
- Crawley, M. J., S. L. Brown, M. S. Heard, and G. R. Edwards. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* **2**:140-148.
- Crawley, M. J., P. H. Harvey, and A. Purvis. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **351**:1251-1259.
- Chaneton, E. J. and J. M. Facelli. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* **93**:143-155.
- Chaneton, E. J., J. M. Facelli, and R. J. C. León. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management*:495-499.
- Chaneton, E. J. and R. S. Lavado. 1996. Soil nutrients and salinity after long-term grazing exclusion in a Flooding Pampa grassland. *Journal of Range Management*:182-187.
- Chaneton, E. J., S. B. Perelman, and R. J. C. León. 2005. Floristic Heterogeneity of Flooding Pampa grasslands: a multi-scale analysis. *Plant Biosystems* **139**:245-254.
- Chaneton, E. J., S. B. Perelman, M. Omacini, and R. J. C. León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* **4**:7-24.
- Chapin, F. S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* **91**:455-463.
- Chapin III, F. S., B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala, and D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* **277**:500-504.

- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of ecology and systematics*:343-366.
- D'Angela, E., R. J. C. León, and J. M. Facelli. 1986. Pioneer stages in a secondary succession of a Pampean subhumid grassland. *Flora* **178**:261-270.
- D'Antonio, C., S. Hobbie, D. Sax, J. Stackowich, and S. Gaines. 2005. Plant species effects on ecosystem processes: insights from invasive species. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*:65-84.
- D'Antonio, C. M. and P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual review of ecology and systematics*:63-87.
- Daehler, C. C. 2001. Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist* **158**:324-330.
- Daehler, C. C. and D. Strong Jr. 1993. Prediction and biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **8**:380.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London, U.K.
- Davies, K. F., P. Chesson, S. Harrison, B. D. Inouye, B. A. Melbourne, and K. J. Rice. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* **86**:1602-1610.
- Davies, T. W., S. R. Jenkins, R. Kingham, S. J. Hawkins, and J. G. Hiddink. 2012. Extirpation-resistant species do not always compensate for the decline in ecosystem processes associated with biodiversity loss. *Journal of Ecology*.
- Davis, M., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**:528-534.
- Dawson, K., K. E. Veblen, and T. P. Young. 2007. Experimental evidence for an alkali ecotype of *Lolium multiflorum*, an exotic invasive annual grass in the Central Valley, CA, USA. *Biological Invasions* **9**:327-334.
- Deregibus, V. A., J. J. Casal, E. J. Jacobo, D. Gibson, M. Kauffman, and A. M. Rodriguez. 1994. Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios. *Functional Ecology* **8**:536-542.
- Di Bella, C. M., J. M. Paruelo, J. Becerra, C. Bacour, and F. Baret. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: Experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* **25**:5415-5427.
- Di Tomaso, J. M. 2000. Invasive weeds in rangelands: species, impacts, and management. *EWeed science* **48**:255-265.
- Díaz, S. and M. Cabido. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:646-655.
- Díaz, S., A. J. Symstad, F. S. Chapin III, D. A. Wardle, and L. F. Huenneke. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *TRENDS in Ecology & Evolution* **18**:140-146.
- Dickson, T. L. and B. L. Foster. 2008. The relative importance of the species pool, productivity and disturbance in regulating grassland plant species richness: a field experiment. *Journal of Ecology*:937-946.
- Drake, J. A., G. R. Huxel, and C. L. Hewitt. 1996. Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology* **77**:670-677.
- Drenovsky, R. E., B. J. Grewell, C. M. D'Antonio, J. L. Funk, J. J. James, N. Molinari, I. M. Parker, and C. L. Richards. 2012. A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany* **110**:141-153.

- Dukes, J. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* **126**:563-568.
- Ejrnæs, R. B., Hans Henrik; Graae, Bente J. 2006. Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival? *Ecology* **87**:1225-1233.
- Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, U.K.
- Emery, S. M. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology* **95**:1027-1035.
- Emery, S. M. and K. L. Gross. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* **115**:549-558.
- Evans, R., R. Rimer, L. Sperry, and J. Belnap. 2001. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications* **11**:1301-1310.
- Facelli, J. M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* **78**:21-25.
- Fargione, J., C. S. Brown, and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *PNAS* **100**:8916-8920.
- Fargione, J. E. and D. Tilman. 2005. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters* **8**:604-611.
- Flombaum, P. and O. E. Sala. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**:6087-6090.
- Fraser, L. H. and P. Keddy. 1997. The role of experimental microcosms in ecological research. *TRENDS in Ecology & Evolution* **12**:478-481.
- Fridley, J. D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, T. J. Stohlgren, D. Tilman, and B. Von Holle. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* **88**:3-17.
- Funk, J. L., E. E. Cleland, K. N. Suding, and E. S. Zavaleta. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *TRENDS in Ecology & Evolution* **23**:695-703.
- Garibaldi, L. A., M. Semmartin, and E. J. Chaneton. 2007. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. *Oecologia* **151**:650-662.
- Gilbert, B., R. Turkington, and D. S. Srivastava. 2009. Dominant species and diversity: linking relative abundance to controls of species establishment. *The American Naturalist* **174**:850-862.
- Gitay, H. and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them? Pages 3-19 in T.M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242**:344-347.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**:902-910.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**:107-145.
- Gurevitch, J. and D. K. Padilla. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution* **19**:470-474.
- Hector, A., K. Dobson, A. Minns, E. Bazeley-White, and J. H. Lawton. 2001. Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* **16**:819-831.

- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* **286**:1123-1127.
- Hedges, L. V., J. Gurevitch, and P. S. Curtis. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* **80**:1150-1156.
- Herrera, L. P. and P. Laterra. 2009. Do seed and microsite limitation interact with seed size in determining invasion patterns in the Flooding Pampa? *Plant Ecology* **201**:457-469.
- Hillebrand, H., D. M. Bennett, and M. W. Cadotte. 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**:1510-1520.
- Hobbie, S. E., A. Shevtsova, and S. Chapin III. 1999. Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra. *Oikos*:417-434.
- Hobbs, R. J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. *in* J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmánek, and M. H. Williamson, editors. *Biological Invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons Ltd.
- Hobbs, R. J. and L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation biology* **6**:324-337.
- Hooper, D. U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology* **79**:704-719.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin III, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, S. B., H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Hooper, D. U. and J. S. Dukes. 2010. Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* **98**:764-777.
- Hulme, P. E., P. Pysek, V. Jarosik, J. Pergl, U. Schaffner, and M. Vilà. 2013. Bias and errors in understanding plant invasion impacts. *Trends in Ecology & Evolution*:(doi:10.1016./j.tree.2012.1010.1010).
- Hulvey, K. B. and E. S. Zavaleta. 2012. Abundance declines of a native forb have nonlinear impacts on grassland invasion resistance. *Ecology* **93**:378-388.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**:449-460.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium On Quantitative Biology* **22**:415-427.
- Insausti, P., E. J. Chaneton, and A. A. Grimoldi. 2005. Las inundaciones modifican la estructura y dinámica de la vegetación en los pastizales de la Pampa Deprimida. La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires:253-269.
- Insausti, P. and P. Quinos. 2000. Prácticas sustentadas en estudios ecológicos que mejoran la oferta forrajera en un pastizal natural de la Pampa Deprimida (Argentina). *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, Montevideo, Uruguay:56.

- Jacobo, E., A. Rodriguez, J. Rossi, L. Salgado, and V. Deregibus. 2000. Rotational stocking and production of Italian ryegrass on Argentinean rangelands. *Journal of Range Management*:483-488.
- Jiang, L., J. Tan, and Z. Pu. 2010. An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *The American Naturalist* **175**:415-423.
- Kattge, J., S. Diaz, S. Lavorel, I. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, and I. Wright. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**:2905-2935.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* **417**:636-638.
- Koteen, L. E., D. D. Baldocchi, and J. Harte. 2011. Invasion of non-native grasses causes a drop in soil carbon storage in California grasslands. *Environmental Research Letters* **6**:044001.
- Lattera, P. 1997. Post-burn recovery in the flooding Pampa: Impact of an invasive legume. *Journal of Range Management*:274-277.
- Lattera, P. and M. E. Bazzalo. 1999. Seed-to-seed allelopathic effects between two invaders of burned Pampa grasslands. *Weed Research* **39**:297-308.
- Lavado, R. S. and M. A. Taboada. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management* **3**:143-148.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Lavorel, S., A. H. Prieur-Richard, and K. Grigulis. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: From patterns to processes. *Diversity and Distributions* **5**:41-49.
- Levine, J., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**:975-989.
- Levine, J. and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**:15-26.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science* **288**:852-854.
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, and S. Lavorel. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**:775-781.
- Levine, S. H. 1976. Competitive interactions in ecosystems. *American Naturalist*:903-910.
- Liao, C., R. Peng, Y. Luo, X. Zhou, X. Wu, C. Fang, J. Chen, and B. Li. 2007. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* **177**:706-714.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS in Ecology & Evolution* **20**:223-228.
- Lockwood, J. L., M. F. Hoopes, and M. P. Marchetti. 2007. *Invasion ecology*. Wiley-Blackwell.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **8**:133-137.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology: Concepts and Synthesis* **80**:1522-1536.
- Loreau, M. and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**:72-76.

- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**:804-808.
- Lyons, K., C. Brigham, B. Traut, and M. Schwartz. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology* **19**:1019-1024.
- Lyons, K. G. and M. W. Schwartz. 2001. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters*:358-365.
- MacArthur, R. and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*:377-385.
- MacDougall, A. S., B. Gilbert, and J. M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* **97**:609-615.
- MacDougall, A. S. and R. Turkington. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* **86**:42-55.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic Invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**:689-710.
- Maron, J. L. and M. Marler. 2008. Field based competitive impacts between invaders and natives at varying resource supply. *Journal of Ecology* **96**:1187-1197.
- May, L. and L. K. Baldwin. 2011. Linking field based studies with greenhouse experiments: The impact of *Centaurea stoebe* (=C. *maculosa*) in British Columbia grasslands. *Biological Invasions* **13**:919-931.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* **405**:228-233.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.0. MJM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McKell, C. and C. Duncan. 1969. Competitive relationships of annual ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.). *Ecology*:653-657.
- McLaren, J. R. and R. Turkington. 2010. Ecosystem properties determined by plant functional group identity. *Journal of Ecology* **98**:459-469.
- McLaren, J. R. and R. Turkington. 2011. Biomass compensation and plant responses to 7 years of plant functional group removals. *Journal of Vegetation Science* **22**:503-515.
- McNaughton, S. J. and L. L. Wolf. 1973. *General ecology*. Holt, Rinehart and Winston New York.
- Meffin, R., A. L. Miller, P. E. Hulme, and R. P. Duncan. 2010. BIODIVERSITY RESEARCH: Experimental introduction of the alien plant *Hieracium lepidulum* reveals no significant impact on montane plant communities in New Zealand. *Diversity and Distributions* **16**:804-815.
- Minchin, P. R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Plant Ecology* **69**:89-107.
- Mokany, K., J. Ash, and S. Roxburgh. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* **96**:884-893.
- Moles, A. T., H. Flores-Moreno, S. P. Bonser, D. I. Warton, A. Helm, L. Warman, D. J. Eldridge, E. Jurado, F. A. Hemmings, P. Reich, J. Cavender-Bares, E. W. Seabloom, M. M. Mayfield, D. Sheil, J. C. Djietror, P. L. Peri, L. Enrico, M. R. Cabido, S. A. Setterfield, C. E. R. Lehmann, and F. J. Thompson. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* **100**:116-127.

- Mooney, H. A. and E. E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* **98**:5446-5451.
- Mooney, H. A. and R. J. Hobbs. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press.
- Munson, S. and W. Lauenroth. 2009. Plant population and community responses to removal of dominant species in the shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*.
- Mwangi, P. N., M. Schmitz, C. Scherber, C. Roscher, J. Schumacher, M. Scherer-Lorenzen, W. W. Weisser, and B. Schmid. 2007. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *Journal of Ecology* **95**:65-78.
- Naeem, S., K. Håkansson, J. H. Lawton, M. Crawley, and L. J. Thompson. 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos*:259-264.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. A. Kennedy, and S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* **91**:97-108.
- Oesterheld, M. and S. McNaughton. 1991. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* **88**:153-156.
- Oesterheld, M. and O. Sala. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* **1**:353-358.
- Olf, H. and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *TRENDS in Ecology & Evolution* **13**:261-265.
- Omacini, M., E. Chaneton, R. León, and W. Batista. 1995. Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina. *Journal of Vegetation Science* **6**:309-316.
- Omacini, M., E. J. Chaneton, L. Bush, and C. M. Ghersa. 2009. A fungal endosymbiont affects host plant recruitment through seed-and litter-mediated mechanisms. *Functional Ecology* **23**:1148-1156.
- Ortega, Y. K. and D. E. Pearson. 2005. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invasibility and impact. *Ecological Applications* **15**:651-661.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, and J. E. Byers. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* **1**:3-19.
- Perelman, S. B., S. E. Burkart, and R. J. C. León. 2003. The role of a native tussock grass (*Paspalum quadrifarium* Lam.) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity and Conservation* **12**:225-238.
- Perelman, S. B., E. J. Chaneton, W. B. Batista, S. E. Burkart, and R. J. C. León. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* **95**:662-673.
- Perelman, S. B., R. J. C. León, and M. Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* **89**:562-577.
- Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J. M. Gaillard, C. J. Tucker, and N. C. Stenseth. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:503-510.
- Phoenix, G. K., D. Johnson, J. P. Grime, and R. E. Booth. 2008. Sustaining ecosystem services in ancient limestone grassland: importance of major component plants and community composition. *Journal of Ecology* **96**:894-902.
- Polley, H. W., B. J. Wilsey, J. D. Derner, H. B. Johnson, and J. Sanabria. 2006. Early-successional plants regulate grassland productivity and species composition: a removal experiment. *Oikos*:287-295.

- Power, M. E., D. Tilman, J. A. Estes, B. A. Menge, W. J. Bond, L. S. Mills, G. Daily, J. C. Castilla, J. Lubchenco, and R. T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* **46**:609-620.
- Price, J. N. and M. Pärtel. 2012. Can limiting similarity increase invasion resistance? A meta-analysis of experimental studies. *Oikos*:(doi:10.1111/j.1600-0706.2012.00121.x).
- Pyšek, P., V. Jarošík, P. E. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, U. Schaffner, and M. Vilà. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*.
- Quinos, P. M., P. Insausti, and A. Soriano. 1998. Facilitative effect of *Lotustenuis* on *Paspalum dilatatum* in a lowland grassland of Argentina. *Oecologia* **114**:427-431.
- Rejmánek, M. 1989. Invasibility of plant communities. *Biological invasions: a global perspective*:369-388.
- Ricciardi, A. 2003. Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. *Freshwater Biology* **48**:972-981.
- Richardson, D. M. and P. Pyšek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **30**:409-431.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. Dane Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**:93-107.
- Rinella, M. J., M. L. Pokorny, and R. Rekaya. 2007. Grassland invader responses to realistic changes in native species richness. *Ecological Applications* **17**:1824-1831.
- Rodriguez, A. M. and E. J. Jacobo. 2010. Glyphosate effects on floristic composition and species diversity in the Flooding Pampa grassland (Argentina). *Agriculture, ecosystems & environment* **138**:222-231.
- Rodríguez, A. M. and E. J. Jacobo. 2013. Glyphosate effects on seed bank and vegetation composition of temperate grassland. *Applied Vegetation Science* **16**:51-62.
- Rodríguez, A. M., E. J. Jacobo, P. Scardaoni, and V. A. Deregibus. 2007. Effect of phosphate fertilization on Flooding Pampa grasslands (Argentina). *Rangeland Ecology & Management* **60**:471-478.
- Roscher, C., H. Bebler, Y. Oelmann, C. Engels, W. Wilcke, and E. D. Schulze. 2009. Resources, recruitment limitation and invader species identity determine pattern of spontaneous invasion in experimental grasslands. *Journal of Ecology* **97**:32-47.
- Rusch, G. M. and M. Oesterheld. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* **78**:519-526.
- Sala, O., V. A. Deregibus, T. Schlichter, and H. Alippe. 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*:48-51.
- Sala, O., W. Lauenroth, S. McNaughton, G. Rusch, Z. XinShi, H. Mooney, J. Cushman, E. Medina, and E. Schulze. 1996. Biodiversity and ecosystem functioning in grasslands. *Functional roles of biodiversity: a global perspective*:129-149.
- Sala, O. E., M. Oesterheld, R. J. C. León, and A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* **67**:27-32.
- Sax, D. F. and S. D. Gaines. 2003. Species diversity: From global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:561-566.

- Scott, N. A., S. Sagar, and P. D. McIntosh. 2001. Biogeochemical impact of *Hieracium* invasion in New Zealand's grazed tussock grasslands: sustainability implications. *Ecological Applications* **11**:1311-1322.
- Schläpfer, F., A. B. Pfisterer, and B. Schmid. 2005. Non-random species extinction and plant production: implications for ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology* **42**:13-24.
- Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O. Reichman, and D. Tilman. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**:13384-13389.
- Selmants, P. C., E. S. Zavaleta, J. R. Pasari, and D. L. Hernandez. 2012. Realistic plant species losses reduce invasion resistance in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* **100**:723-731.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TRENDS in Ecology & Evolution* **17**:170-176.
- Sheley, R. L., J. M. Mangold, and J. L. Anderson. 2006. Potential for successional theory to guide restoration of invasive-plant-dominated rangeland. *Ecological Monographs* **76**:365-379.
- Shevtsova, A. and S. Neuvonen. 1997. Responses of ground vegetation to prolonged simulated acid rain in sub-arctic pine-birch forest. *New Phytologist* **136**:613-625.
- Simberloff, D. 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological Invasions* **13**:1255-1268.
- Simberloff, D. and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* **1**:21-32.
- Smith, M. D. and A. K. Knapp. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*:509-517.
- Smith, M. D., J. C. Wilcox, T. Kelly, and A. K. Knapp. 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairies. *Oikos* **106**:253-262.
- Soriano, A. 1991. Rio de la Plata grasslands. . Pages 367-407 *in* R. T. Coupland, editor. *Natural grasslands: introduction and western hemisphere*. Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*:353-391.
- Srivastava, D. S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S. P. Lawler, T. E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D. C. Schneider, and M. K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* **19**:379-384.
- Stachowicz, J. J. and J. E. Byrnes. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine ecology progress series* **311**:251-262.
- Stohlgren, T. J. and y. v. más. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* **69**:25-46.
- Strauss, S. Y. and A. A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:179-185.
- Strayer, D. L., V. T. Eviner, J. M. Jeschke, and M. L. Pace. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:645-651.
- Symstad, A. J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* **81**:99-109.

- Symstad, A. J. and D. Tilman. 2001. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos*:424-435.
- Thompson, K., J. G. Hodgson, and T. C. G. Rich. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*:390-402.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**:81-92.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* **80**:1455-1474.
- Tilman, D., J. M. H. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**:1300-1302.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**:843-845.
- Timsina, B., B. B. Shrestha, M. B. Rokaya, and Z. Münzbergová. 2011. Impact of *Parthenium hysterophorus* L. invasion on plant species composition and soil properties of grassland communities in Nepal. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **206**:233-240.
- Tognetti, P. M. and E. J. Chaneton. 2012. Invasive exotic grasses and seed arrival limit native species establishment in an old-field grassland succession. *Biological Invasions* **14**:2531-2544.
- Tognetti, P. M., E. J. Chaneton, M. Omacini, H. J. Trebino, and R. J. C. León. 2010. Exotic vs. native plant dominance over 20 years of old-field succession on set-aside farmland in Argentina. *Biological Conservation* **143**:2494-2503.
- Underwood, A. J. 2001. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press.
- Van Kleunen, M., E. Weber, and M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* **13**:235-245.
- Vander Zanden, M. J., D. Julian, and O. J. D. Olden. 2008. A management framework for preventing the secondary spread of aquatic invasive species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**:1512-1522.
- Vazquez-Yanes, C. and H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance (Mexico). *New Phytologist* **92**:477-485.
- Vilà, M., C. Basnou, P. Pyšek, M. Josefsson, P. Genovesi, S. Gollasch, W. Nentwig, S. Olenin, A. Roques, D. Roy, and P. E. Hulme. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:135-144.
- Vilà, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarošík, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun, and P. Pyšek. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* **14**:702-708.
- Vila, M. and J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species?—evidence from pair-wise experiments. *Oikos* **105**:229-238.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**:494-499.
- von Ende, C. N. 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. Pages 113-137 in S. M. Scheiner and J. Gurevitch, editors. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, New York.

- Walker, B., A. Kinzig, and J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**:95-113.
- Walker, S., J. B. Wilson, and W. G. Lee. 2005. Does fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock grassland. *Biological Invasions* **7**:195-211.
- Wardle, D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility—evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos* **95**:161-170.
- Wardle, D. A., R. D. Bardgett, R. M. Callaway, and W. H. Van der Putten. 2011. Terrestrial Ecosystem Responses to Species Gains and Losses. *Science* **332**:1273-1277.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner, G. M. Barker, G. W. Yeates, K. S. Nicholson, R. D. Bardgett, R. N. Watson, and A. Ghani. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* **69**:535-568.
- Wardle, D. A., A. Lagerström, and M.-C. Nilsson. 2008. Context dependent effects of plant species and functional group loss on vegetation invasibility across an island area gradient. *Journal of Ecology*:1174-1186.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.
- White, P. and S. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction.
- Wilsey, B. J. and H. W. Polley. 2002. Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters* **5**:676-684.
- Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*:1661-1666.
- Wolkovich, E. and E. E. Cleland. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**:287-294.
- Yelenik, S. G., W. D. Stock, and D. M. Richardson. 2007. Functional group identity does not predict invader impacts: Differential effects of nitrogen-fixing exotic plants on ecosystem function. *Biological Invasions* **9**:117-125.
- Zavaleta, E., J. Pasari, J. Moore, D. Hernandez, K. B. Suttle, and C. C. Wilmers. 2009. Ecosystem responses to community disassembly. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1162**:311-333.
- Zavaleta, E. S., R. J. Hobbs, and H. A. Mooney. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:454-459.
- Zavaleta, E. S. and K. B. Hulvey. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* **306**:1175-1177.